



HAL
open science

Hétérogénéité des peuplements forestiers et production : interactions avec les traits fonctionnels des espèces

Thomas Bourdier

► **To cite this version:**

Thomas Bourdier. Hétérogénéité des peuplements forestiers et production : interactions avec les traits fonctionnels des espèces. Ecologie, Environnement. Université Grenoble Alpes, 2016. Français. NNT : 2016GREAV050 . tel-01684683

HAL Id: tel-01684683

<https://theses.hal.science/tel-01684683>

Submitted on 15 Jan 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

Pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DE LA COMMUNAUTE UNIVERSITE
GRENOBLE ALPES**

Spécialité : **Biodiversité, écologie, environnement**

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

Thomas BOURDIER

Thèse dirigée par **Benoit COURBAUD** et
Co-encadrée par **Thomas CORDONNIER** et **Georges
KUNSTLER**

préparée au sein du **Laboratoire IRSTEA Grenoble**
dans **l'École Doctorale chimie et sciences du vivant**

Hétérogénéité des peuplements forestiers et production : interactions avec les traits fonctionnels des espèces

Thèse soutenue publiquement le **20 octobre 2016**,
devant le jury composé de :

Mme Catherine COLLET

INRA, LERFOB Nancy, Rapporteur

M. Philippe BALANDIER

Irstea, UR EFNO, Nogent sur vernisson, Rapporteur

M. Björn REINEKING

Irstea, UR EMGR, Grenoble, Examineur

M. Thomas CURT

Irstea, UR RECOVER, Aix-en-Provence, Président

M. Benoit COURBAUD

Irstea, UR EMGR, Grenoble, Directeur de thèse

M. Thomas CORDONNIER

Irstea, UR EMGR, Grenoble, Co-encadrant de thèse

M. Gauthier LIGOT

Université de Liège, Belgique, Membre invité

M. Xavier MORIN

CEFE, Montpellier, Membre invité



Résumé

La relation diversité-productivité est au cœur des enjeux actuels dans de nombreux écosystèmes. Dans l'étude de cette relation en peuplements forestiers, un aspect de la diversité a été longtemps négligé : l'hétérogénéité des tailles. Nous nous intéressons à l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production en peuplements purs et mélangés et à ses interactions avec les traits fonctionnels des espèces. L'utilisation de données de l'inventaire forestier national nous a permis de démontrer un effet globalement négatif de l'hétérogénéité des tailles en peuplements purs de différentes espèces ainsi qu'en peuplements mélangés. Dans ce dernier cas, nous avons mis en évidence un effet positif sur la production de la richesse spécifique et un effet positif d'une diminution de la tolérance à l'ombre avec la taille des arbres c'est à dire lorsque les espèces les moins tolérantes dominant la canopée. Nous discutons les intérêts et limites de de ces résultats et leurs conséquences à plus ou moins long terme pour la stabilité et la résilience des peuplements forestiers.

Abstract

Understanding the link between diversity ecosystem functioning has been a major topic of ecology for the last decades. When studying the relationship between diversity and productivity in tree populations and communities, size heterogeneity has often been disregarded. Our study focuses on the effect of size heterogeneity on the production of pure and mixed forest stands as well as its interactions with species' functional traits. By using national forest inventory data, we were able to demonstrate a negative effect of size heterogeneity in both pure and mixed stands. In the latter case, we showed a positive effect of species richness as well as a positive effect of a decrease of shade tolerance with tree size, i.e. when the less tolerant species are dominant in the overstorey. We propose potential mechanisms to explain our results and discuss the consequences of such findings at larger time scale for the stability and resilience of forest stands.

Table des matières

Résumé	<i>i</i>
Abstract	<i>i</i>
Table des matières	<i>iii</i>
Table des illustrations	<i>vi</i>
I_ Introduction	1
I.1 Contexte de l'étude	2
I.1.1 Importance des forêts	2
I.1.1.1 Les différents rôles de la forêt	3
I.1.2 La structure des communautés forestières	4
I.1.2.1 Les attributs d'un peuplement forestier	4
I.1.2.2 Les différents axes d'hétérogénéité en forêt	5
I.1.2.3 Impacts de la gestion sur la structure forestière	5
I.1.3 Relation structure-productivité : le cas de la diversité des espèces et de l'inégalité des tailles	6
I.1.3.1 Effet de la diversité des espèces	6
I.1.3.1.1 Revue de littérature	6
I.1.3.1.2 Mécanismes mis en jeu	9
I.1.3.1.3 Importance des caractéristiques fonctionnelles	10
I.1.3.1.4 Rôle des facteurs abiotiques	12
I.1.3.2 Effet de l'inégalité des tailles	12
I.1.3.2.1 Importance de l'inégalité des tailles sur les interactions compétitives	12
I.1.3.2.2 Revue de littérature	13
I.1.3.2.3 Interactions avec la diversité des espèces	16
I.1.3.2.4 Interactions avec les traits fonctionnels : la tolérance à l'ombre	17
I.2 Objectifs et hypothèses	19
I.2.1 Objectifs	19
I.2.2 Hypothèses	19
I.2.2.1 En peuplements purs	19
I.2.2.2 En peuplements mélangés	20
I.3 Structure de la thèse	21
II_ Données, indices et variables utilisées	22
II.1 Différentes approches pour l'étude de la relation diversité productivité : avantages et inconvénients	23
II.1.1 Plantation/expérimentation	23
II.1.2 Observation	24
II.1.3 Modélisation	24
II.2 Outils et méthodes utilisées dans le cadre de ce travail de thèse	26
II.2.1 L'inventaire forestier national	26
II.2.1.1 Présentation	26
II.2.1.2 Protocole	26
II.2.1.3 Préparation des données	27
II.2.1.4 Calcul de la production	28
II.2.2 Le modèle de dynamique forestière SAMSARA 2	29
II.2.3 Indices d'inégalité des tailles	30
II.2.3.1 Les principaux indices utilisés	30
II.2.3.2 Le coefficient de Gini	31
II.2.4 L'indice de tolérance à l'ombre	33

II.2.5	Diversité fonctionnelle et covariation avec la taille	33
--------	---	----

III _ Effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production en peuplements forestiers monospécifiques **35**

III.1	Summary	37
III.2	Introduction	38
III.3	Material and methods	39
III.3.1	Plot data	39
III.3.2	The Gini coefficient index for tree size inequality	40
III.3.3	Species shade tolerance	42
III.3.4	Plot productivity analysis	43
III.3.5	Samsara2	43
III.3.6	Statistical analysis	44
III.4	Results	44
III.4.1	Effect of tree size inequality and functional characteristics on stand production	45
III.4.2	Effect of tree size inequality on LUE and LIE	46
III.5	Discussion	47
III.5.1	A consistent effect of tree size inequality	47
III.5.2	Reconsidering the role of shade tolerance	47
III.5.3	Tree size inequality, LUE and LIE	48
III.5.4	Perspectives	48
III.6	Acknowledgments	49
III.7	Data accessibility	49
III.8	References	50
III.8.1	S1 Appendix: Description of the French National Geographic Agency data and climatic data	61
III.8.1.1	Introduction	61
III.8.1.2	Data description	61
III.8.1.3	Simplified tree	62
III.8.1.4	Climatic data	62
III.8.1.4.1	Water budget model	63
III.8.1.4.2	Soil water holding capacity	63
III.8.1.5	Matching of different years	63
III.8.1.5.1	Alive tree	63
III.8.1.5.2	Plot data	64
III.8.1.5.3	Ecological data	64
III.8.1.6	References	64
III.8.2	S2 Appendix: Comparison of different analysis methods: lm vs. nls.	64
III.8.3	S3 Appendix: P-values from the models for the ten species	65

IV _ Effet de l'inégalité des tailles sur la production en peuplements forestiers plurispécifiques **66**

IV.1	Abstract	68
IV.2	Introduction	69
IV.3	Material and methods	70
IV.3.1	Plot data	70
IV.3.2	Quantifying tree size inequality: the Gini coefficient index	71
IV.3.3	Species shade tolerance and species diversity	71
IV.3.4	Plot productivity analysis	72
IV.3.5	Statistical analysis	73
IV.4	Results	73

IV.5	Discussion	75
IV.6	Conclusion	78
IV.7	References	79
IV.8	Supplementary material	93
IV.8.1	S1_Appendix: Description of the French National Geographic Agency data and climatic data	93
IV.8.2	S_2 Appendix : P-values from the model	93
V_	Discussion générale et synthèse	94
V.1	Mise en perspective des résultats	95
V.1.1	Différences méthodologiques	96
V.1.2	Divergences écologiques	98
V.2	Mécanismes mis en jeu	99
V.2.1	Acquisition et utilisation de la lumière	99
V.2.2	Complémentarité pour la lumière	101
V.2.2.1	La lumière, une ressource à part	101
V.2.2.2	Complémentarité structurée par la taille des individus	101
V.2.2.3	Lien avec le <i>packing effect</i> et la plasticité de la canopée	102
V.3	Perspectives	104
V.3.1	Variabilité intraspécifique des traits et plasticité de la tolérance à l'ombre	104
V.3.2	Intérêt d'une approche de terrain	104
V.3.3	Stabilité et résilience d'une forêt sur le long terme	107
V.4	References	110

Table des illustrations

Figure 1 : Représentation des différents types de forêts à l'échelle mondiale en 2005 (source ONF)	3
Figure 2 : Représentation des différents axes d'hétérogénéité en forêt. Chaque peuplement peut être positionné dans un espace en trois dimensions et évolué d'un point vers un autre en fonction de la variation de ces dimensions au cours du temps.	5
Figure 3: D'après Pretzsch 2005. (a) Mélange épicéa-hêtre en plaine avec effet défavorable du mélange , (b) Mélange épicéa et hêtre en région subalpine avec un effet neutre du mélange, (c) mélange épicéa-mélèze avec un effet positif du mélange sur la production.	7
Figure 4 : Relation entre la productivité et la richesse spécifique. Méta-analyse de 120 études différentes faites par Forrester & Bauhus (2016). L'axe y présente pour chaque étude la productivité moyenne pour un niveau de richesse spécifique (P_{mix}) divisé par la productivité moyenne de chaque monoculture de cette étude (P_{mono}) ou du traitement avec le plus faible niveau de richesse spécifique si aucune monoculture n'était incluse.	9
Figure 5 : Illustration de la différence de formes de houppiers en peuplements purs et mélangés, exemple du hêtre. En peuplement pur, sans inégalité de tailles à gauche vs. en peuplement mélangé avec une autre espèce et/ou avec inégalité des tailles à droite (Pretzsch 2014).	13
Figure 6 : Schéma représentant les différentes hypothèses testées lors de cette thèse. Toutes ces hypothèses sont testées pour des peuplements ayant la même densité et le même diamètre moyen.	21
Figure 7 : Echantillon complet systématique dans l'espace et dans le temps (source IFN).....	26
Figure 8: Observation et mesures sur les points de forêt de production (source IFN).....	27
Figure 9 : Illustration des différents processus simulés par le modèle Samsara2 (Courbaud et al. 2015)	29
Tableau 1 : Indices quantifiant la diversité des tailles des individus au sein d'un peuplement (Trouvé 2011)	31
Figure 10: Courbe de Lorenz pour calculer le coefficient de Gini pour 2 placettes d'inventaires différentes (les valeurs du coefficient de Gini sont présentes dans le titre de chacun des panneaux) (Bourdier et al. 2016).	32
Figure 11 : Représentation de la covariation entre taille et tolérance à l'ombre des arbres dans un peuplement mélangé. (A)Covariation négative entre tolérance à l'ombre et taille des arbres, espèces tolérantes plus petites que les espèces intolérantes (B) Covariation positive entre tolérance à l'ombre et taille des arbres, espèces tolérantes plus grandes que les espèces intolérantes. Pour une meilleure visualisation, la taille est représentée dans ces deux schémas par la hauteur des arbres alors que nous utilisons leur diamètre dans nos analyses.	34
Fig 12. Lorenz curve to calculate the Gini coefficient index for 2 different inventory plots. The Gini coefficient values are presented in the title of each facet. Trees are ranked according to their size (in our case individual tree basal area) in a descending order (according to Valbuena et al. (2013)). The dashed lines represent the line of absolute equality.....	41
Tableau 2: Characteristics of the plots for the ten species studied.	42
Figure 13 : Effect of Gini coefficient (δ from Eq. 2) on productivity (dG). The results are presented according to species sensitivity to size heterogeneity (A) or to their shade tolerance (B). Pinus Pinaster was removed from (B) because there is no shade tolerance value in Niinemets & Valladeres (2006). Levels of significance are indicated	

<i>on the graph based on a log-likelihood ratio test: (.) p-value <0.1, (*)<0.05, (**)<0.01, (***)<0.001. p-values are available in S3 Appendix for all variables.</i>	<i>46</i>
<i>Figure 14 : Results from Samsara2 simulations. Production in basal area (dG/dt), production in volume (dV/dt), total light interception (LIE), and light conversion rate (LUE) for Fagus sylvatica, Picea abies and Abies alba. Error bars indicate the confidence interval of δ for each variable represented.</i>	<i>46</i>
<i>Fig. 15: Effect size of each variable included in the model with their confidence intervals. The effects of logG and QMD are not displayed in the figure for better visualization of the other variables' effects. Levels of significance are indicated on the graph based on a log-likelihood ratio test: (°) p-value <0.1, (*) <0.05, (**) <0.01, (***) <0.001. The results are available in S1 Appendix for all variables.</i>	<i>73</i>
<i>Fig. 16: Effect of species richness (SpRich), tree size inequality (Gini) and covariance between size and shade tolerance (covGSh) on the log of productivity. 95%confidence intervals are displayed for each variable.</i>	<i>74</i>
<i>Fig. 17: Effect of the inequality of individual basal areas (Gini) and the covariance between basal area and shade tolerance (covGSh) on log productivity (logdG) for two levels of species richness (two vs. six species). 95%confidence intervals are displayed on each graph.</i>	<i>75</i>
<i>.....</i>	<i>96</i>
<i>Figure 18: Schéma de bilan de thèse. Représentation des hypothèses testées qui ont été validées et de celles qui ne l'ont pas été (barrées d'une croix rouge).....</i>	<i>96</i>
<i>Figure 19: (a) Diagramme tiré de Jucker et al. (2015) représentant l'effet de canopy packing en peuplements mélangés en trois dimensions. Les forêts mélangées peuvent augmenter leur production via deux mécanismes (b) la stratification verticale, différentes espèces occupent des strates complémentaires, et/ou par (c) plasticité des couronnes, la baisse de compétition intraspécifique en peuplements mélangés permet aux arbres des différentes espèces d'augmenter la taille de leur couronne (Jucker et al. 2015).</i>	<i>103</i>
<i>Figure 20: Représentation du taux de mélange pour les différentes modalités de traitement. Le taux de sapin est représenté pour les placettes dites « épicéa » (taux de sapin <20%), « mélange » (taux de sapin autour de 50%) et « sapin » (taux de sapin >80%).</i>	<i>107</i>
<i>Figure 21: Représentation des coefficients de Gini des placettes de terrain sélectionnées en fonction du type de structure. Les triplets représentés en bleu sont censés représenter les triplets avec une forte hétérogénéité des tailles et les verts ceux avec une faible hétérogénéité des tailles.</i>	<i>107</i>

I _ Introduction

I.1 Contexte de l'étude

I.1.1 Importance des forêts

L'organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) définit les forêts comme des terres occupant une superficie de plus de 0,5 hectare avec des arbres atteignant une hauteur supérieure à cinq mètres et un couvert arboré de plus de 10 %, ou avec des arbres capables d'atteindre ces seuils *in situ*. Les forêts et terres boisées couvrent ainsi 30% de la superficie des terres émergées à l'échelle mondiale, ce qui représente quatre milliards d'hectares selon la FAO.

Cependant l'état des forêts est en constante mutation avec notamment de la déforestation liée aux activités humaines. Au cours des 25 dernières années, la superficie des forêts a ainsi baissé de 3.1%. Ce taux de perte de superficie forestière a toutefois diminué de plus de 50% entre les périodes 1990-2000 et 2010-2015 passant de plus de 7 millions d'hectares de pertes à environ 3 millions. Ce résultat est la combinaison d'une baisse des pertes de superficie forestière dans certains pays en voie de développement et d'une augmentation de cette superficie dans des pays de l'hémisphère Nord. A titre d'exemple, la surface forestière en Amérique centrale a reculé de 19% entre 1990 et 2005 alors qu'elle a progressé de 7.3% en Union Européenne sur la même période.

Ces forêts mondiales sont classées en différents types en fonction des zones écologiques qu'elles occupent. On peut citer les trois principaux que sont (en allant de l'équateur vers les pôles) :

- Les forêts tropicales et subtropicales, caractérisées par leur forte richesse biologique (plus de 50 000 espèces d'arbres dénombrées), elles sont toujours vertes et sont situées dans des régions chaudes et humides.
- Les forêts tempérées, souvent composées d'essences à feuilles caduques et de conifères.
- Les forêts boréales, situées sur le pourtour du cercle polaire, elles sont essentiellement composées de conifères.

En plus de leur zone écologique, les forêts peuvent être classées en fonction de leur origine. On distingue ainsi :

- les forêts primaires, composées d'espèces indigènes sans traces d'activités humaines.
- les forêts naturelles modifiées, elles se distinguent des précédentes par des traces d'activités humaines mais conservent une régénération naturelle et leurs espèces indigènes.
- Les forêts semi-naturelles, leur composition peut être modifiée et elles sont gérées intégralement par l'homme.
- Les plantations de production, des forêts plantées composées d'espèces indigènes ou introduites pour la production de bois.

- Les plantations de protection, plus rares, ces plantations sont réalisées pour protéger les sols, les eaux ou la biodiversité par exemple.

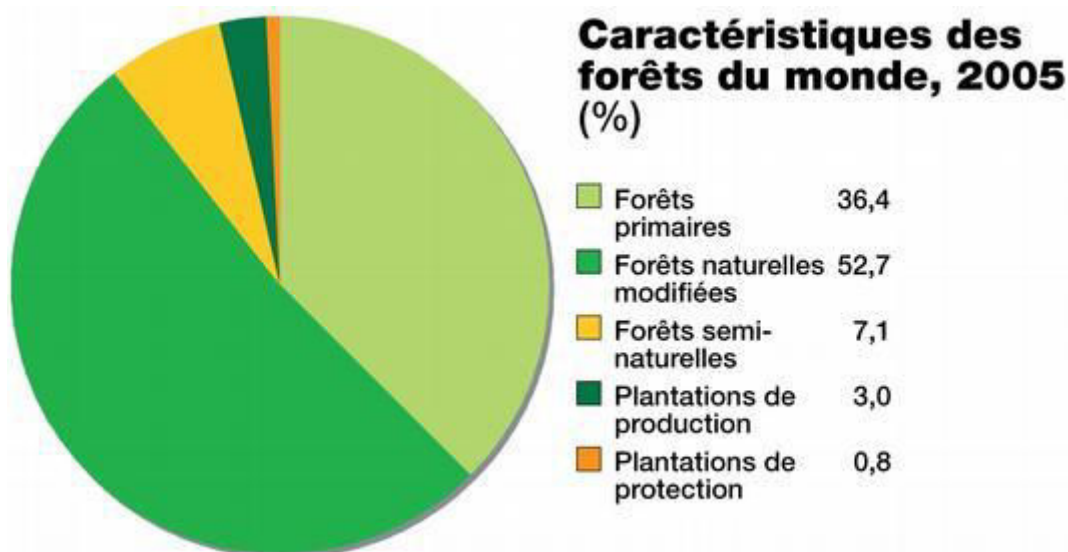


Figure 1 : Représentation des différents types de forêts à l'échelle mondiale en 2005 (source ONF)

I.1.1.1 Les différents rôles de la forêt

De par leur diversité de structures, leurs situations et leurs fonctionnements, les forêts remplissent de nombreux rôles pour la société. Tout d'abord reconnu au travers de la notion de la multifonctionnalité, qui met l'accent sur la coexistence en un même lieu de plusieurs fonctions (environnementale, de production et de récréation), ces rôles sont aujourd'hui définis au travers de la notion de services écosystémiques. Cette notion présente l'avantage de mieux séparer ce qui relève du potentiel écologique (ex. zone de forte productivité primaire), de la demande (besoins en bois et types de produits) et de la réalisation (la forêt est effectivement exploitée). Elle met également davantage l'accent sur la quantification écologique et économique du rôle joué par la forêt. Enfin, elle établit de manière explicite un lien direct (on parle de liens en cascade) entre les fonctions écologiques (cycle azote, carbone, dynamique des communautés) et les bénéfices attendus pour la société (Costanza *et al.* 1997). Parmi les services écosystémiques, on distingue les services de régulation (ex. contrôle de l'érosion), les services culturels (ex. valeur esthétique d'une forêt) et les services d'approvisionnement (ex. production de bois). Ces derniers sont en général bien étudiés car leur valeur monétaire est plus facile à établir. En ce qui concerne les écosystèmes forestiers, de nombreuses études ont cherché à quantifier les services à différentes échelles et à établir les compromis ou synergies possibles entre ces services avec une grande diversité d'approches. Certaines études (Duncker *et al.* 2012; Schwenk *et al.* 2012; Lafond, Cordonnier & Courbaud 2015) ont souligné l'importance de nombreux facteurs sur les niveaux de services comme les conditions abiotiques local ou encore la gestion. Toutefois, un des facteurs qui semble important dans la majorité des cas est la structure des communautés. Dans les forêts de Suède, Gamfeldt *et al.* (2013) ont ainsi montré que différents services écosystémiques étaient influencés par la richesse en espèce

et par l'identité de l'espèce dominante (épicéa, pin sylvestre, feuillus). L'émergence de la notion de service ainsi que celle de la biodiversité et de ses conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes ont ainsi conduit à développer des études dont l'objectif est d'approfondir les relations entre la structure des communautés, sa complexité (au sens large), et la productivité.

I.1.2 La structure des communautés forestières

Etant donné l'importance de la structure des communautés pour les services écosystémiques je vais présenter les grands axes de structure des communautés forestières. Par souci de simplicité, je ne m'intéresserai qu'aux individus et espèces arborés (i.e. peuplement forestier).

I.1.2.1 Les attributs d'un peuplement forestier

Les écosystèmes forestiers sont décrits principalement par les espèces qui les composent. Dans le langage forestier il est notamment courant d'employer les termes tels que sapinière, pessière ou chênaie par exemple. Ces termes, s'ils ont l'avantage de décrire de manière rapide le type de peuplement forestier négligent complètement les processus écologiques à l'œuvre au sein des forêts. Une approche alternative consiste alors à décrire les peuplements forestiers par le biais d'attributs liés à leur structure et à leur fonction en plus de ces simples critères de composition.

- La structure est définie par l'arrangement spatial des différents composants du peuplement forestier tels que l'espace entre les arbres (structure horizontale) ou bien la hauteur de la canopée (structure verticale).
- La fonction représente les différents processus écologiques qui peuvent coexister au sein d'une forêt tels que la production de biomasse, la production et la décomposition du bois mort.
- La composition se réfère comme expliqué précédemment à l'identité et l'abondance des espèces arborées.

Les éléments structurels, fonctionnels et compositionnels d'un peuplement forestier sont souvent liés et interdépendants les uns des autres. Par exemple, des indicateurs de composition tel que le fait d'avoir des espèces tolérantes et intolérantes ou des espèces avec des hauteurs maximales différentes peut nous aiguiller sur la structure du peuplement qui aura tendance à être davantage stratifié en hauteur. De ce fait, à l'heure actuelle, cette classification en trois catégories n'est pas dogmatique mais le principe des attributs structurels a été conservé et une liste de ces attributs est notamment dressée dans McElhinny *et al.* (2005).

I.1.2.2 Les différents axes d'hétérogénéité en forêt

Comme vu précédemment, le terme de structure forestière réfère à l'organisation spatiale d'un peuplement sur le plan horizontal et vertical (Pommerening 2002). L'hétérogénéité réfère quant à elle une notion de complexité ou de diversité associée à chacune des dimensions de la structure. L'hétérogénéité spatiale, la diversité en espèces, la diversité de taille et d'âge des arbres sont ainsi les principaux piliers de l'hétérogénéité de la structure forestière auquel vient s'ajouter, selon certains auteurs, l'hétérogénéité de station (Cordonnier et al. 2012) (Fig.2). Des variations de la distribution spatiale des arbres au sein d'un peuplement vont par exemple avoir des conséquences sur les interactions de compétition qui vont s'exercer entre les individus (Lan *et al.* 2012). De plus cette distribution spatiale a aussi des répercussions sur les processus de plus long terme tels que la succession des espèces ou la régénération (Pacala & Deutschman 1995).

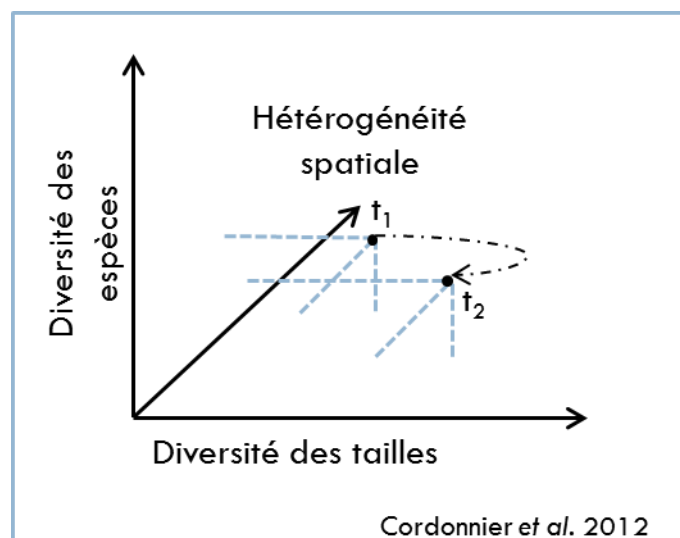


Figure 2 : Représentation des différents axes d'hétérogénéité en forêt. Chaque peuplement peut être positionné dans un espace en trois dimensions et évolué d'un point vers un autre en fonction de la variation de ces dimensions au cours du temps.

La diversité des espèces arborées est sans doute la dimension d'hétérogénéité des peuplements forestiers qui a été le sujet du plus grand nombre d'études. Comme nous le verrons plus en détails, cette diversité a des impacts sur toutes les composantes d'une forêt allant de la biodiversité végétale et animale associée mais aussi sur le fonctionnement de la forêt dans sa globalité et notamment sa productivité.

La diversité des tailles a également un rôle important dans la dynamique et le fonctionnement à long terme des forêts. Les arbres les plus petits constituant la régénération alimenteront les strates supérieures de la forêt quelques années ou décennies plus tard. Cette diversité a aussi des conséquences sur la compétition entre les individus comme nous l'expliquerons un peu plus loin.

I.1.2.3 Impacts de la gestion sur la structure forestière

En l'absence de perturbations naturelles importantes comme les tempêtes qui peuvent causer d'importantes modifications de la structure par l'ouverture de chablis (Attwill 1994),

Le principal facteur déterminant la structure d'un peuplement forestier est le régime de gestion auquel il est soumis. Les pratiques de gestion (sylviculture, aménagement, travaux) ont un effet impact majeur sur la densité, les distributions en diamètre et hauteur et la distribution spatiale des arbres du peuplement forestier. En fonction du régime de gestion choisi, à l'échelle de l'unité de gestion, le gestionnaire pourra avoir par exemple comme priorité de garder un apport économique constant dans le temps par l'application d'une gestion en futaie irrégulière ou jardinée qui se caractérise par une présence de toutes les classes d'âges au sein de l'unité de gestion. Le traitement en futaie régulière avec des révolutions sylvicoles pouvant aller de quelques décennies (ex. pin maritime) à deux centaines d'années (chêne sessile) apportera au gestionnaire un revenu important mais à des échelles de temps beaucoup plus longues.

La composition actuelle des forêts est d'ailleurs déjà le résultat des pratiques de gestion passées. On peut citer par exemple l'enrésinement des forêts de montagne où les conifères ont été sélectionnés préférentiellement par les gestionnaires avec comme résultante des forêts dominées à l'étage montagnard principalement par deux espèces que sont le sapin et l'épicéa. A l'opposé de ce régime de gestion, historiquement en plaine, les forestiers ont sélectionné les essences feuillues pour leur appliquer un traitement en taillis. Dans cette méthode, les rejets de souche des feuillus sont régulièrement recépés avec pour but de produire du bois de chauffage. Ces deux exemples concrets illustrent le fait que le régime de gestion choisi peut aboutir non seulement à des compositions d'espèces particulières mais aussi à des structures bien différentes. Finalement on peut souligner que le type de structure forestière ou certains attributs de structure peuvent être utilisés sous certaines conditions comme des indicateurs de biodiversité (Gao *et al.* 2014).

I.1.3 Relation structure-productivité : le cas de la diversité des espèces et de l'inégalité des tailles

Comme expliqué précédemment de nombreuses études ont montré un effet de la structure des communautés forestières sur la production. L'exemple qui a été le plus étudié est l'effet de la diversité des espèces sur la production. Je vais donc commencer par une brève revue de la littérature sur cette thématique.

I.1.3.1 Effet de la diversité des espèces

I.1.3.1.1 Revue de littérature

I.1.3.1.1.1 Prairie :

Les premières études s'intéressant à la relation diversité-productivité se sont concentrées sur les écosystèmes prairiaux. En effet, de par leurs cycles de vie souvent plus courts et leur plus grande facilité de manipulation, les plantes herbacées se révèlent être des sujets d'expérimentation plus aisés que les arbres. Au cours des années 1990-2000, de nombreuses études influentes ont mis en évidence une augmentation de la productivité avec la diversité en espèces lors d'expérimentation sur des écosystèmes prairiaux (Hooper *et al.* 2005). On

peut notamment citer l'un des précurseurs de ces études, David Tilman, qui a développé une expérimentation de grande envergure (Cedar Creek experiment) (Tilman *et al.* 2001). En ne faisant varier qu'une seule composante de la diversité à savoir la richesse spécifique, cette étude a démontré que 7 ans après leur mise en place des quadrats de 9m de côté composés de 16 espèces étaient 2,7 fois plus productifs que la moyenne des quadrats monospécifiques. Depuis, d'autres études sont venues confirmer ces résultats et un consensus semble se dégager sur la fait qu'une augmentation de la diversité spécifique augmente la productivité dans les écosystèmes prairiaux (Hector 1999; Guo, Li & Gan 2006; Kirwan *et al.* 2007; BAI *et al.* 2007).

I.1.3.1.1.2 Forêt :

- Le cas des peuplements comportant deux espèces :

Lorsque l'on s'intéresse aux écosystèmes forestiers, le tableau est, en revanche, plus nuancé. L'étude des systèmes bispécifiques a souvent constitué une première étape pour étudier l'effet de la diversité sur la production. Parmi les espèces dominantes dans un environnement donné certaines sont plus productives que toutes les autres. On peut citer par exemple l'épicéa (*Picea abies*) en Europe centrale qui domine souvent les autres espèces en termes de productivité nette. Partant de ce principe, les gestionnaires ont longtemps pensé que le fait de mélanger l'une de ces espèces avec une autre résulterait forcément en un mélange moins productif qu'un peuplement pur. Les pertes de production engendrées par le remplacement par une espèce moins productive ne seraient pas compensées par les interactions positives pouvant se mettre en place en mélange. La forte production instantanée des peuplements purs de Douglas et d'épicéa explique le succès de leur plantation en peuplements purs pendant de nombreuses années. Cependant, cette supériorité de production supposée des peuplements purs est très dépendante des conditions abiotiques (Pretzsch 2005a) d'autre part de récentes études ont mis en évidence le fait que l'on pouvait rencontrer des mélanges plus productifs que des peuplements purs dans un nombre varié de situations.

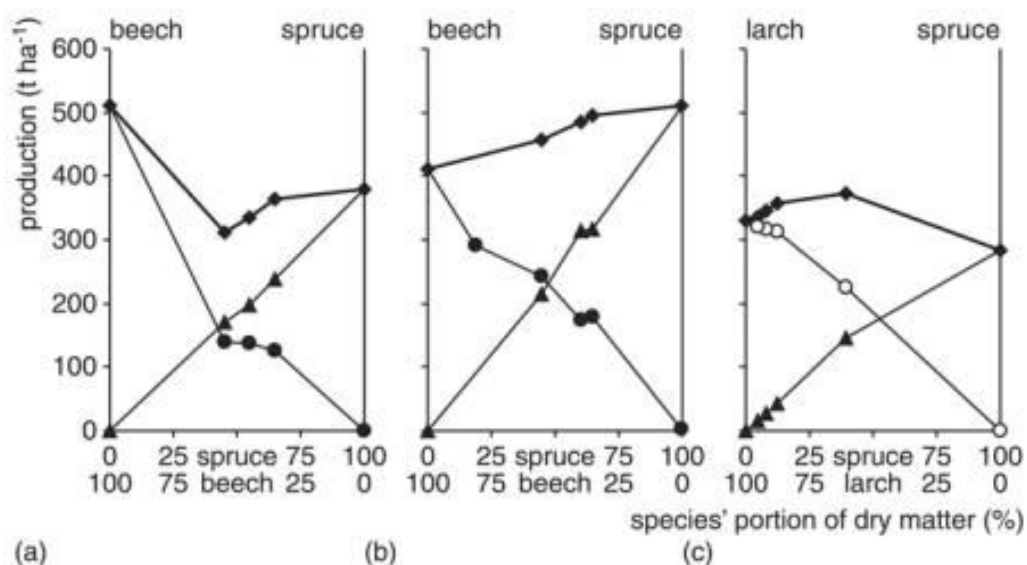


Figure 3: D'après Pretzsch 2005. (a) Mélange épicéa-hêtre en plaine avec effet défavorable du mélange , (b) Mélange épicéa et hêtre en région subalpine avec un effet neutre du mélange, (c) mélange épicéa-mélèze avec un effet positif du mélange sur la production.

Introduction

La figure 3 illustre les différents résultats qui peuvent subvenir en termes de production lors de mélange entre deux espèces. Ce mélange peut en effet avoir (i) un effet négatif, la production du mélange est inférieure à la somme des productions des deux espèces composantes le mélange si elles étaient prises seules (Fig 3a), (ii) un effet neutre, la production du mélange est égale à la somme de production des deux espèces composant le mélange si elles étaient prises seules (Fig 3b), (iii) un effet positif, la production du mélange est cette fois-ci supérieure (Fig 3c).

En utilisant les données de l'inventaire forestier français, Vallet & Pérot (2011) ont montré qu'un peuplement de sapin voyait sa productivité augmentée quand il se trouvait en mélange avec de l'épicéa. Toujours en France et avec les données de l'inventaire forestier national, Toïgo *et al.* (2015) ont démontré l'existence pour certains mélanges (Hêtre-épicéa, Hêtre-sapin et sapin-épicéa) de ce que l'on nomme *transgressive overyielding*, c'est-à-dire une productivité du mélange supérieure à la productivité de l'espèce la plus productive en peuplement pur et ce surtout en stations peu fertiles. Des résultats similaires ont été obtenus dans des mélanges d'essences dominantes en Europe tels que le hêtre en mélanges avec différentes espèces de conifère : épicéa (Pretzsch *et al.* 2010), pin sylvestre (Pretzsch *et al.* 2015), Douglas (Pretzsch *et al.* 2016; Pretzsch & Schütze 2016) mais aussi dans d'autres mélanges de conifères comme épicéa – pin sylvestre (Condés, Del Rio & Sterba 2013; Bielak, Dudzińska & Pretzsch 2014; Pretzsch *et al.* 2015).

- Mélanges à n espèces, approche par la richesse spécifique

Si les peuplements bispécifiques s'avèrent d'excellents sujets d'études car ils permettent une comparaison facile avec des peuplements purs, la majorité des systèmes forestiers sont composés de plus de deux espèces. Dans ce cas précis les résultats se sont d'abord avérés plus nuancés (Pretzsch 2005a), avec quelques études mettant en évidence un effet négatif du mélange dans des peuplements dominés par le hêtre en mélange avec différentes espèces (Jacob, Leuschner & Thomas 2010). D'autres études n'ont trouvé aucune différence de production entre des peuplements purs et mélangés dans des forêts matures (Long & Shaw 2010; Hardiman *et al.* 2011).

Cependant au cours de ces dernières années, les études montrant un effet positif de la diversité spécifique sur la production se font de plus en plus nombreuses (Paquette & Messier 2011; Belote *et al.* 2011; Vilà *et al.* 2013; Jucker *et al.* 2014). Parmi ces nombreuses études, certaines sont plus marquantes que d'autres : en utilisant des données d'inventaires forestiers, le premier à l'échelle du Canada, l'autre pour cinq pays européens, Paquette & Messier (2011) et Vila *et al.* (2013) ont ainsi démontré des effets positifs de la diversité en espèces sur la productivité en tenant compte du climat et de la densité du peuplement. En étudiant les forêts boréales suédoises, Gamfeldt *et al.* (2013) trouvent une production en biomasse aérienne très supérieure (+ 50%) dans des peuplements composés de cinq espèces comparés à des peuplements purs. En utilisant ces nombreuses études publiées, deux méta-analyses récentes démontrent que les peuplements mélangés sont en moyenne 24% plus productifs que la moyenne des monocultures pour un site, une combinaison d'espèces et un âge donné (Zhang, Chen & Reich 2012; Vilà *et al.* 2013).

Ces études ont rapportées une augmentation linéaire ou bien exponentielle de la productivité avec l'augmentation de la richesse spécifique jusqu'à six espèces (Zhang *et al.* 2012; Gamfeldt *et al.* 2013; Vilà *et al.* 2013); niveau seuil auquel un plateau est généralement observé (Zhang *et al.* 2012). La figure 2 illustre les différentes relations

Introduction

trouvées entre la productivité et la richesse spécifique en forêt. En observant cette figure, il est important de garder en tête que ces relations sont également influencées par les conditions climatiques, la disponibilité des ressources, les perturbations éventuelles, la densité et l'âge du peuplement et également le fait que les espèces étudiées à faible niveau de diversité soient les mêmes que celles étudiées aux forts niveaux de diversité pour éviter tout effet de sélection (Forrester & Bauhus 2016). Lorsque les effets de ces facteurs sont bien séparés des effets de la diversité alors les réponses semblent plus claires comme dans le cas de la méta-analyse de Zhang et al. (2012) représentée en marron foncée sur la figure 4.

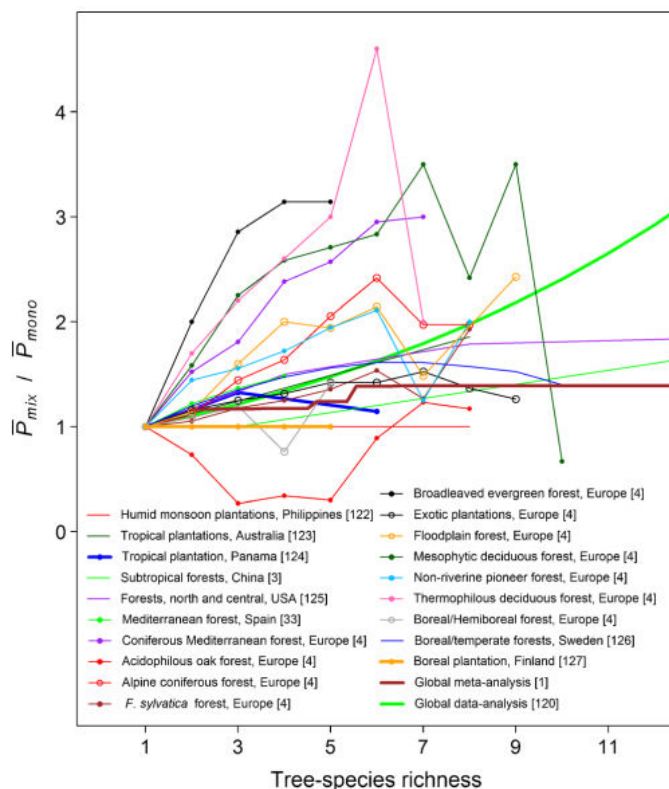


Figure 4 : Relation entre la productivité et la richesse spécifique. Méta-analyse de 120 études différentes faites par Forrester & Bauhus (2016). L'axe y présente pour chaque étude la productivité moyenne pour un niveau de richesse spécifique (\bar{P}_{mix}) divisé par la productivité moyenne de chaque monoculture de cette étude (\bar{P}_{mono}) ou du traitement avec le plus faible niveau de richesse spécifique si aucune monoculture n'était incluse.

D'autres études se sont intéressées à l'effet du mélange sur la stabilité de la production et la résilience des peuplements (Bielak *et al.* 2014). Concernant la stabilité de la production, Jucker et al. 2014 ont mis en évidence que cette stabilité était augmentée en peuplements mélangés et ce *via* trois processus : (i) l'*overyielding*, c'est-à-dire une production de bois plus importants en mélange qu'en pur, (ii) une baisse de la variation annuelle de la production grâce à une asynchronie des espèces quant à leur réponses aux variations climatiques et (iii) une plus grande stabilité de la croissance au cours du temps à l'échelle de l'arbre.

1.1.3.1.2 Mécanismes mis en jeu

Les premières expériences menées sur la relation existant entre le fonctionnement des écosystèmes et la diversité des espèces ont démontré l'importance de cette diversité sur de

Introduction

nombreux processus écosystémiques tels que la productivité primaire. Cependant, les mécanismes qui sous-tendent ces effets sont longtemps restés méconnus (Hooper *et al.* 2005).

Lorsque l'on s'intéresse aux mécanismes responsables de ces relations entre la productivité et la diversité il faut mentionner l'apport notable des travaux de Michel Loreau qui distinguent les effets de complémentarité et les effets de sélection (Loreau 2000; Loreau & Hector 2001).

Tout d'abord l'effet de sélection (Huston 1997) est simplement le fait que, dans une expérimentation dans laquelle l'assemblage des espèces serait fait de manière aléatoire, une augmentation de diversité s'accompagne d'une augmentation des chances d'obtenir une espèce très productive. L'effet de complémentarité propose que la séparation des niches et/ou la facilitation entre espèces entraînent une meilleure utilisation des ressources et donc des processus écosystémiques améliorés (la productivité par exemple ; Liang *et al.* 2015).

L'effet de sélection a été présenté par certains auteurs non pas comme un véritable effet de la biodiversité mais plutôt comme une erreur lors de la mise en place d'un plan d'étude (Huston 1997). Il est possible de bien séparer les effets de complémentarité des effets de sélection en respectant le fait que toutes les espèces présentes en peuplements mélangés le soient aussi en peuplements purs (Loreau & Hector 2001).

Parmi les effets de complémentarité, on retrouve le relâchement de la compétition et la facilitation. Le premier phénomène, est basé sur l'hypothèse que dans un peuplement composé d'une seule espèce, tous les individus ont des besoins proches les uns des autres ; ils entrent en compétition pour les mêmes ressources. Dans un peuplement mélangé en revanche, les différentes espèces qui composent le peuplement peuvent avoir des besoins différents. Selon cette hypothèse la compétition qui va s'établir au sein d'un peuplement mélangé entre des individus d'espèces différentes (compétition interspécifique) devrait être moins forte que la compétition entre des individus de la même espèce (compétition interspécifique) (Hector, 1999).

La facilitation écologique est définie comme la situation dans laquelle la présence d'une espèce bénéficie, par la création de conditions favorables, à l'installation, la vie ou la survie d'autres espèces (Stachowicz 2001; Brooker *et al.* 2008; Fichtner *et al.* 2015). Dans un écosystème forestier, ce phénomène de facilitation peut se révéler important lors de la phase de régénération notamment. Certains gros arbres matures peuvent en effet jouer un effet « nurse », c'est-à-dire un rôle de protection des individus d'autres espèces plus petites, qui peut grandement augmenter la survie et la croissance des juvéniles dans un peuplement. Ces arbres « nurse » peuvent apporter des conditions plus favorables à la germination et/ou à la croissance des jeunes pousses d'autres espèces notamment via de l'ombrage ou une protection contre le vent (Ren, Yang & Liu 2008).

Loreau et Hector (2001) ont proposé une méthode mathématique permettant de séparer les effets de complémentarité et de sélection qui a été utilisé depuis dans de nombreuses études (Lanta & Lepš 2005).

1.1.3.1.3 Importance des caractéristiques fonctionnelles

Comme illustré précédemment, l'axe de diversité qui a fait l'objet de nombreux travaux dans la littérature est la diversité des espèces (richesse, entropie de Shannon). Cependant, certains auteurs mettent en avant la nécessité de considérer d'autres caractéristiques des peuplements. Un consensus semble se dégager sur le fait que l'effet de la diversité sur les

Introduction

processus écosystémiques doit être attribuée aux traits fonctionnels¹ des espèces et à leurs interactions plutôt qu'au nombre d'espèces en lui-même (Díaz & Cabido 2001; Díaz *et al.* 2007; Cadotte, Carscadden & Mirotchnick 2011).

Toutes les études n'ont pas étudié à la fois l'effet de la diversité spécifique et de la diversité fonctionnelle. La diversité spécifique, plus facile à mesurer sur le terrain et plus répandue dans la littérature a souvent représenté un proxy de la diversité fonctionnelle. Or bien qu'il y ait souvent une relation positive entre diversité spécifique et fonctionnelle (surtout lorsque l'assemblage des espèces est aléatoire), une forte diversité spécifique ne signifie pas forcément une forte diversité fonctionnelle (Díaz & Cabido 2001).

Dans les écosystèmes prairiaux par exemple, Hector *et al.* (1999), qui démontrent une réduction de la biomasse aérienne associée à une baisse du nombre d'espèces, soulignent également le fait que pour un nombre d'espèces donné, les communautés comportant moins de diversité en termes de groupes fonctionnels sont moins productives. D'autres parts, en étudiant également une expérience faisant varier non seulement la richesse spécifique en herbacées (2, 4, 8, 16 et 60) mais également les groupes fonctionnels (1 à 4) Roscher *et al.* (2012) ont démontré que la diversité fonctionnelle s'avérait être un meilleur prédicteur de la production de biomasse aérienne que la richesse spécifique. Cette importance de la diversité fonctionnelle avait déjà été soulignée par d'autres études (Lanta & Leps 2005, Kirwan *et al.* 2007)

En forêt, les effets positifs de la diversité des espèces ont souvent été observés pour des espèces aux caractéristiques fonctionnelles différentes (Kelty, Larson & Oliver 1992; Chen & Klinka 2003; Pretzsch 2005b; Morin *et al.* 2011; Zhang *et al.* 2012; Vilà *et al.* 2013). Grâce à une méta-analyse de 54 études différentes ayant étudiées la relation diversité-productivité, Zhang *et al.* (2012) trouvent une productivité plus importante des polycultures comparées aux monocultures (23.7% plus productives en moyenne). Pour expliquer ce résultat, l'hétérogénéité de tolérance à l'ombre² au sein du peuplement se classe comme le deuxième facteur le plus explicatif juste après l'équitabilité mais devant la richesse spécifique et l'âge du peuplement. Cependant leur étude montre aussi que certains traits que l'on pourrait penser importants n'ont pas d'impact sur la relation diversité-productivité tels que la diversité en plantes fixatrices d'azote.

L'hétérogénéité de la tolérance à l'ombre est étudiée depuis de nombreuses décennies maintenant comme un facteur pouvant augmenter la productivité au sein du mélange (Assmann 1970; Kelty *et al.* 1992). De récentes études mettent en évidence l'importance de ce facteur dans différents mélanges d'espèces tolérantes et intolérantes à l'ombre pour la production à court terme (Man & Lieffers 1999; Chen & Klinka 2003) mais aussi dans une étude utilisant un modèle de simulation numérique de croissance et stabilité de forêt à beaucoup plus long terme (Morin, 2011). Dernièrement, l'étude de quatre types de peuplements bispécifiques différents : hêtre-douglas, pin sylvestre-chêne, chêne-hêtre et chêne bouleau a révélé des résultats contrastés (Lu *et al.* 2016). Une augmentation de la

¹ Trait fonctionnel : caractéristique morphologique, biochimique, physiologique, structurelle, phénologique ou comportementale qui est exprimé par le phénotype d'un organisme et est considéré comme pertinent pour la réponse de cet organisme à l'environnement et/ou ses effet sur la propriété des écosystèmes (Violle *et al.* 2007)

² Tolérance à l'ombre : il existe une multitude de définition pour la tolérance à l'ombre (survie, croissance, cycle de vie complet, performance physiologiques optimales), nous choisissons ici la capacité de croissance à l'ombre et donc la tolérance à l'ombre correspond à la quantité de lumière minimale requise pour une espèces pour croître (Niinemets & Valladares 2006).

productivité par rapport aux peuplements purs de même espèce a été constatée dans deux de ces mélanges : hêtre-douglas et pin sylvestre-chêne ; l'augmentation de croissance en volume constatée était respectivement d'environ 36% pour le premier mélange et de 20 à 30% pour le second mélange. On remarque donc que cette production augmentée se retrouve uniquement dans les peuplements composés d'un mélange conifères-feuillus et non dans les mélanges feuillus-feuillus. Cela peut signifier que les différences existantes en termes de phénologie des feuilles ou toute autre différence entre feuillus et conifères jouent un rôle dans cette augmentation de la production. De plus, on remarque que l'augmentation de production est plus importante dans le mélange hêtre-douglas qui est le peuplement, parmi les quatre étudiés, qui maximise la différence de tolérance à l'ombre entre les deux espèces composant le mélange (Lu *et al.* 2016).

I.1.3.1.4 Rôle des facteurs abiotiques

En plus des facteurs précédemment présentés, le milieu environnant et ses caractéristiques ont aussi une influence sur la relation diversité-productivité. Différentes études ont montré que les relations positives sont plutôt observées dans les milieux à faible productivité (Belote *et al.* 2011, Paquette & Messier 2011, Gamfeldt *et al.* 2013, Toigo *et al.* 2015). Les relations de dominance et de compétition entre les différentes espèces qui déterminent la relation diversité-productivité seraient plus marquées lorsque celle-ci luttent déjà pour l'acquisition de ressources essentielles. Ces résultats sont en accord avec la *stress-gradient hypothesis* (Maestre *et al.* 2009) qui dit que les interactions de facilitation sont plus fréquentes dans les milieux avec un stress abiotique marqué.

I.1.3.2 Effet de l'inégalité des tailles

A l'heure actuelle, beaucoup d'études ont étudié la relation diversité-productivité essentiellement sous le prisme de la diversité en espèces. D'autres dimensions de la structure sont importantes notamment de par leurs impacts potentiels sur la compétition entre individus. Parmi ces autres dimensions, nous allons nous intéresser à la diversité en taille.

I.1.3.2.1 Importance de l'inégalité des tailles sur les interactions compétitives

D'un point de vue écologique, l'augmentation de l'inégalité des tailles au sein d'un peuplement peut avoir des conséquences sur de nombreux processus écosystémiques. Au premier rang de ces processus on retrouve la compétition et notamment celle pour la lumière. La lumière représente la ressource essentielle à toute croissance végétale de par le principe même de la photosynthèse qui permet à toute plante de transformer de l'énergie lumineuse en énergie assimilable par la plante. La compétition pour la lumière est donc l'un des facteurs structurant toute communauté végétale. En étudiant la compétition entre plantes, les écologistes ont fait la distinction entre la compétition symétrique et la compétition asymétrique (Weiner 1990). On parle de compétition symétrique lorsque l'effet de la compétition ou l'acquisition des ressources est proportionnel à la taille des individus. Quand les individus les plus grands obtiennent une quantité disproportionnée des

Introduction

ressources par rapport à leur taille on parle alors de compétition asymétrique (Weiner, 1990). La compétition pour la lumière est par nature asymétrique alors que la compétition pour l'eau et les nutriments est davantage symétrique.

L'une des premières conséquences d'une forte hétérogénéité des tailles est une potentielle stratification verticale au sein du peuplement. Cette stratification verticale modifie les interactions de compétition entre les différents individus qui composent le peuplement ; schématiquement on peut dire que, plus la stratification est importante, plus la compétition pour la lumière est asymétrique. Les arbres dominants obtiennent une part de la ressource lumière disproportionnée par rapport à leur taille et les arbres dominés n'obtiennent eux qu'une part très faible de la ressource.

Cependant, une théorie a été proposée par différents auteurs en rapport avec cette stratification proposant le fait qu'une complémentarité entre les différents houppiers d'un peuplement mélangé stratifié puisse se mettre en place et ainsi maximiser l'interception de la lumière (Pretzsch 2014). Ce mécanisme de complémentarité a été souvent avancé pour expliquer l'intérêt du mélange d'une espèce de feuillu avec une espèce de résineux ou bien entre une essence de lumière et une essence d'ombre (Fig. 5).

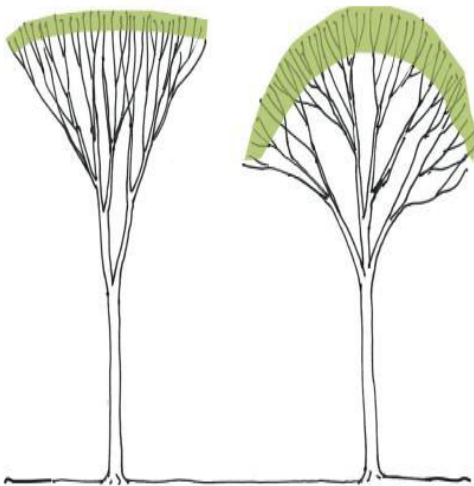


Figure 5 : Illustration de la différence de formes de houppiers en peuplements purs et mélangés, exemple du hêtre. En peuplement pur, sans inégalité de tailles à gauche vs. en peuplement mélangé avec une autre espèce et/ou avec inégalité des tailles à droite (Pretzsch 2014).

Malgré ces conséquences sur la compétition, l'impact de l'hétérogénéité des tailles sur la production reste encore assez peu connu comme nous allons le voir à travers une revue de littérature des travaux effectués sur le sujet.

1.1.3.2.2 Revue de littérature

1.1.3.2.2.1 En prairie

L'importance de cet axe d'hétérogénéité en prairie où les communautés sont composées de plantes herbacées ne vivant parfois qu'une saison ou au maximum quelques années est plus faible qu'en forêt mais certaines études ont tout de même mis en évidence des résultats très intéressants. Anten & Hirose (1999) se sont intéressés à des prairies dans lesquelles les

espèces atteignent une taille relativement importante et ont étudié les stratégies de croissance, la structure des canopées ainsi que l'interception pour la lumière à différentes périodes de la saison. Ils ont également développé un modèle d'absorption de la lumière pour chacune des quatre principales espèces composant le mélange afin d'évaluer l'efficacité d'utilisation de la lumière pour chaque pousse de plante. Les auteurs ont montré que pour les deux espèces les plus grandes, l'absorption et l'utilisation de la lumière augmentait avec la taille des pousses, alors que ces valeurs diminuaient avec la taille chez les espèces les plus petites. Ce résultat met en évidence deux stratégies différentes de capture et d'utilisation de la lumière en fonction de la taille des individus : les individus les plus grands investissent leurs ressources dans un nombre peu important de pousses mais qui ont une croissance élevée alors que les individus les plus petits produisent plus de petites pousses. Ces stratégies différenciées d'utilisation de la lumière permettent aux différentes espèces de profiter de positions distinctes dans la canopée. Ces résultats illustrent donc un exemple clair de séparation des niches (complémentarité) pour l'acquisition de la ressource lumière et permettant une productivité en biomasse augmentée.

Bien que ces conclusions semblent très intéressantes, il existe de nombreuses différences entre les communautés d'herbacées et les forêts qui rendent l'extrapolation de ces résultats difficiles. Il y a de grandes différences en termes de physiologie et de structure entre les arbres et les plantes herbacées. Par exemple, la répartition des produits de la photosynthèse et leur allocation entre les différentes parties des plantes diffèrent grandement entre les deux types de végétaux. Une méta-analyse récente a montré que la proportion de carbone allouée aux structures de capture et de stockage des ressources par rapport structure de support est trois fois plus importantes chez les communautés herbacées en comparaison des forêts (Poorter *et al.* 2012). Cette différence a des conséquences sur de nombreux processus fonctionnels : en une seule saison de végétation, les plantes annuelles sont capables de reconstruire complètement leurs parties aériennes pour s'adapter par exemple à un changement de régime de compétition, alors que de nombreuses années sont nécessaires pour bâtir le houppier d'un arbre.

I.1.3.2.2 En peuplements forestiers purs

La hauteur relative des arbres est déterminante pour l'intensité de la compétition pour la lumière qu'ils subissent. Ceci laisse donc présager d'un effet fort de l'hétérogénéité des tailles sur la compétition qui devrait se traduire par un effet de cette hétérogénéité des tailles sur la production des peuplements forestiers.

Lorsque l'on s'intéresse aux peuplements purs on constate que l'on trouve moins d'une dizaine d'études récentes s'étant intéressées aux conséquences de l'hétérogénéité des tailles sur la production (à comparer aux quelques 150 études incluses dans une synthèse récente de Forrester & Bauhus (2016) sur les processus affectant la relation diversité-productivité en forêt). En testant l'effet de l'hétérogénéité des diamètres sur la production dans des peuplements purs de pin ponderosa (*Pinus ponderosa*), Long & Shaw (2010) n'ont trouvé aucun effet significatif. En développant une approche basée sur des indices de compétition individuels simples, Cordonnier & Kunstler (2015) ont étudiés en quoi des changements dans la structure en taille des peuplements affectent les rôles respectifs de la compétition asymétrique et symétrique sur la croissance des arbres. Les auteurs démontrent ainsi que l'importance de la compétition asymétrique peut être directement reliée au coefficient de Gini, un indice d'inégalité des tailles au sein du peuplement. Ils illustrent leur propos en montrant un effet négatif de ce coefficient et donc de l'hétérogénéité des tailles sur la production de peuplements purs de hêtre et de sapin.

Introduction

Une expérimentation d'envergure a été réalisée dernièrement dans des plantations d'eucalyptus clonal au Brésil (BEPP project). Lancé en 2001, ce projet a pour but de quantifier les taux de croissance potentiels quand les ressources en nutriments et en eau sont illimitées le long d'un gradient régional, en incluant différentes souches de clones. Les processus guidant la croissance sont étudiés mais aussi d'autres caractéristiques de l'écosystème comme l'utilisation de l'eau, la séquestration de carbone, le cycle des nutriments ou encore la susceptibilité aux sécheresses et autres événements climatiques. Dans ce système où la structure des peuplements est étudiée, les premiers résultats montrent qu'une augmentation de l'hétérogénéité de cette structure provoque une perte de biomasse supérieure à 10% (Ryan *et al.* 2010; Stape *et al.* 2010; Binkley *et al.* 2010). La diversité structurelle et donc l'hétérogénéité des tailles a été augmentée en plantant un tiers des arbres le premier jour et les deux autres tiers à 40 jours d'intervalles (j40 et j80). Après 6 ans, les peuplements ayant suivi ce traitement avaient subi une perte de 14% de leur biomasse par rapport à des peuplements où tous les arbres étaient plantés en même temps. Ces résultats sont expliqués par une baisse d'efficacité de l'utilisation de la lumière dans les peuplements hétérogènes malgré une absorption de lumière identique aux peuplements homogènes (Ryan *et al.* 2010). Dans les peuplements plus hétérogènes du point de vue de la taille, les bénéfices obtenus par les arbres dominants en termes d'absorption et d'efficacité d'utilisation de la lumière ne semblent pas compensés par les pertes subies par les arbres dominés. La résultante est donc une perte de production de biomasse comparée aux peuplements à faible hétérogénéité de tailles. Dans un écosystème similaire, i.e. des peuplements clonaux d'eucalyptus au Brésil, Soares *et al.* (2016) confirment ces résultats en trouvant un effet négatif de l'hétérogénéité des tailles sur la production (20% de baisse de production) en absence de diversité génétique et spécifique. Il semblerait ainsi que les études menées en peuplement pur convergent vers un effet négatif de l'hétérogénéité des tailles sur la production. Le nombre d'espèces testées dans chaque étude demeure toutefois très limité.

I.1.3.2.3 En peuplements forestiers mélangés

Les quelques études s'étant intéressées à l'effet direct de l'hétérogénéité des tailles sur la production en peuplements mélangés dressent un tableau assez contrasté. Certaines études ont mis en évidence une augmentation de la productivité quand l'hétérogénéité des tailles augmentait (Lei, Wang & Peng 2009; Hardiman *et al.* 2011; Dănescu, Albrecht & Bauhus 2016) alors que d'autres ne montrent pas d'effet (Long & Shaw 2010; Fahey, Fotis & Woods 2015) ou révèlent, au contraire un effet négatif (Liang *et al.* 2007). Hardiman *et al.* (2011) ont étudié l'effet de la complexité de la structure dans des forêts de début de succession. Cette complexité de structure a été jugée en utilisant un indice de rugosité de la canopée prenant en compte la densité et la distribution du feuillage en trois dimensions le long d'un transect. Les auteurs ont démontré un effet positif sur la production primaire en lien avec le processus de succession. Cet effet est indépendant de la composition en espèces (approché au travers de l'indice de surface foliaire de deux espèces de début de succession) et est relativement important puisqu'il est supérieur à ceux de la fertilité ou même de la surface foliaire. En utilisant le même indicateur de complexité structurelle de la canopée, que l'étude précédente mais dans des forêts de fin de succession, Fahey *et al.* (2015) ne trouvent en revanche pas de relation entre la rugosité de la canopée et la production si ces forêts n'ont pas subi de perturbations. Cette augmentation de production en lien avec la rugosité de la canopée n'est rétablie que lorsque la forêt est soumise à des perturbations naturelles d'intensité modérée mais cette relation apparaît peu robuste. L'étude de peuplements

mélangés dominés par l'épicéa au Canada montre un effet positif de l'hétérogénéité des tailles et de la diversité des espèces sur l'accroissement net en volume (Lei et al. 2009). En utilisant les données de 52 placettes permanentes dans le sud de l'Allemagne Dănescu *et al.* (2016) montrent que l'effet de la diversité des structures, évalué par le biais de l'hétérogénéité des tailles, sur la production est positif et plus fort que l'effet de la diversité en espèces à l'échelle du peuplement. Les auteurs expliquent ce résultat par le fait qu'une forte hétérogénéité des tailles résulte en une forte complexité de la canopée, facteur étant proposé dernièrement comme un potentiel driver de la productivité en forêt (Ishii, Azuma & Nabeshima 2013; Hardiman *et al.* 2013; Pretzsch 2014). Ils proposent également qu'une des conséquences de cette hétérogénéité des tailles soit une meilleure absorption de la lumière à l'échelle du peuplement, bien que ceci soit contredit par des études récentes (Ligot *et al.* 2016).

Finalement, deux études de modélisation mettent en avant un effet négatif de la diversité des tailles en peuplements mélangés. Dans des peuplements de la côte nord ouest de l'Etat-Unis dominés par le Douglas et la pruche de l'Ouest, la croissance en diamètre des arbres était diminuée par la diversité des tailles à court et moyen terme (Liang, Buongiorno & Monserud 2005). En réalisant cette fois des modélisations à partir de données de placettes mélangées venant d'Ontario au Canada, Caspersen *et al.* (2011) ont montré que des peuplements denses composés par des arbres de faible taille sont plus productifs que des peuplements dominés par des arbres plus gros mais en plus petite quantité. Ces résultats s'expliquent par le fait que la croissance relative des arbres de petite taille est plus importante que celle des arbres plus gros. Cela revient donc à dire qu'une faible hétérogénéité des tailles dans des peuplements juvéniles, accompagnée d'une densité importante permet une meilleure production qu'un peuplement plus mature dominé par quelques grands arbres. L'étude de peuplements mélangés de conifères toujours en Amérique du nord révèle des relations entre l'hétérogénéité des tailles et la croissance en surface terrière dépendante de la composition en espèces. Une relation négative est retrouvée dans des mélanges composés de Douglas et de pruche de l'Ouest lié essentiellement à un recrutement plus faible. Dans des peuplements plus mélangés en revanche, l'importance de cette relation est plus faible (bien que tout de même négative) mais elle s'explique cette fois par une mortalité augmentée dans les peuplements à forte hétérogénéité des tailles (Liang *et al.* 2007).

Les résultats sont donc assez contradictoires concernant les peuplements mélangés avec certaines études mettant en avant un effet négatif de l'hétérogénéité des tailles comme il semble être le cas pour les peuplements purs, alors que d'autres auteurs ont, en revanche, mis en évidence un effet bénéfique de l'hétérogénéité des tailles sur la production. Cette contradiction souligne l'importance de mener de nouvelles études sur le sujet.

1.1.3.2.3 Interactions avec la diversité des espèces

Comme évoqué précédemment, l'effet de l'hétérogénéité des tailles en peuplements purs semble aller vers un consensus pour un effet négatif sur la production d'une forte hétérogénéité des tailles. Dans les peuplements mélangés en revanche, les résultats sont beaucoup plus contrastés. Dans ce cas, l'effet de l'hétérogénéité des tailles est parfois difficile à dissocier de l'effet de diversité des espèces ou d'autres effets ontogéniques (développement du peuplement lors de la succession).

Les études s'étant intéressées à l'effet de l'hétérogénéité des tailles dans les forêts ont souvent également considéré l'effet de la diversité des espèces sur la production. Dans une

simulation à long terme (2000 ans ; modèle FORCLIM) Morin et al. (2011) mettent en évidence un effet positif important de la diversité des espèces sur la production lié à une forte complémentarité entre les espèces. Cette complémentarité s'explique par une forte diversité en tolérance à l'ombre et en stratégies de croissance dans les écosystèmes avec une richesse spécifique plus importante. Cet effet indirect de l'hétérogénéité des tailles en lien avec la diversité des espèces est corroboré par une étude réalisée en forêt boréale canadienne. En utilisant un modèle d'équation structurelle, Zhang & Chen (2015) démontrent que la diversité en espèces augmente la production de biomasse aérienne par le biais d'une augmentation de l'inégalité des tailles dans le peuplement. On a donc ici un lien établi entre diversité des espèces et augmentation de l'hétérogénéité des tailles.

En utilisant une méthodologie différente basée sur la complexité structurelle de la canopée, Fahey et al. (2015) montrent que des variations de cette complexité dans des forêts de fin de succession en Amérique du nord sont dues avant tout à la composition en espèces des peuplements. Cette composition a un impact sur la structure en taille et entraîne une complexité structurelle de la canopée plus importante en forêt mélangée comparé à des peuplements purs.

L'hétérogénéité des tailles est une composante des peuplements forestiers qui est étroitement liée à d'autres éléments, notamment la diversité des espèces et leurs caractéristiques fonctionnelles. Ces éléments doivent donc être considérés lorsque l'on choisit de s'intéresser à l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production.

1.1.3.2.4 Interactions avec les traits fonctionnels : la tolérance à l'ombre

Les études précédemment évoquées ont montré que la diversité en espèces peut influencer la structure en taille d'un peuplement et donc sa production. Le mécanisme proposé le plus souvent pour expliquer ce phénomène est une complémentarité dans l'acquisition des ressources, notamment la ressource lumière. Dans ce cas, la différence de tolérance à l'ombre entre les espèces composant un peuplement mélangé est supposée jouer un rôle important pour comprendre les relations entre hétérogénéité des tailles et efficacité d'interception ou efficacité d'utilisation de la lumière. Il est donc fondamental de s'intéresser aux liens entre structure en taille, tolérance à l'ombre et production.

Un important travail de synthèse et de revue a été publié en 2006 par Niinemets & Valladares qui ont étudié trois des principaux facteurs de stress auxquels les végétaux sont soumis : l'ombre, la sécheresse et l'engorgement du sol. Les différences de tolérance des plantes à ces différents stress est un aspect crucial qui sous-tend les patrons de distributions des espèces à l'échelle mondiale (Chapin, Matson & Mooney 2002). La tolérance des végétaux à ces différents stress a des bases physiologiques mais est aussi affectée par des facteurs environnementaux. Par exemple, la tolérance à l'ombre de plusieurs espèces d'arbres des forêts tempérées, tel que les chênes est réduite par le mildiou (Rackham 2008).

La tolérance à l'ombre, de par ses conséquences sur la compétition pour la lumière, est le facteur de réponse au stress le plus en lien avec l'hétérogénéité en taille des forêts. Parmi les différentes définitions de cette tolérance qui existent, de la survie de la plante à la croissance en passant par la réalisation d'un cycle de vie complet (Pigott & Grime 1980; Reich *et al.* 2003; Niinemets & Valladares 2006) nous allons retenir dans ce travail celle de Niinemets & Valladares (2006) qui est la capacité de croissance des espèces à l'ombre. Dans les faits, une situation ombragée peut comprendre un éventail de quantités de lumière différentes : la tolérance à l'ombre d'une espèce correspond donc à la quantité de lumière

Introduction

minimale requise par une plante pour croître. En partant de cette définition et en sachant que la quantité de lumière disponible en forêt est maximale au sommet de la canopée et diminue avec la hauteur on se rend compte de l'importance théorique de ce facteur dans la détermination de la structuration de la canopée et donc de la hiérarchie verticale des arbres au sein du peuplement.

Plusieurs études ont documenté un compromis dans la démographie des jeunes pousses d'arbres le long d'un gradient de quantité de lumière. D'un côté, il y a les espèces tolérantes à l'ombre dont les pousses ont un taux de survie élevé dans des conditions de luminosité faible et une réponse modérée de la croissance à une ouverture de la canopée et donc à une augmentation de la quantité de lumière disponible. De l'autre côté, on retrouve les espèces intolérantes à l'ombre dont les jeunes pousses ont un taux de mortalité élevé dans des conditions de luminosité faible mais une croissance très rapide lorsqu'une ouverture se produit dans la canopée (Canham 1989). Cette relation de survie à l'ombre vs. croissance rapide quand la lumière augmente a été observée sur des jeunes arbres dans les forêts tropicales, tempérées et boréales (Hubell 2001 ; Seiwa 2007; Gravel *et al.* 2010). Le maintien de ce compromis à des stades de développement plus avancé nécessite toutefois d'être davantage documenté.

La coexistence de différentes espèces au sein d'un peuplement mélangé a été étudiée à travers de modèles mathématiques qui ont permis de montrer que la stratification favorise cette coexistence lorsqu'il existe une différence de tolérance à la compétition, une différence de fécondité et une différence en hauteur maximale entre les espèces composant le peuplement (Kohyama & Takada 2009). D'autre part, l'hétérogénéité spatiale et temporelle des conditions lumineuses suite à un régime de perturbation (canopy gap theory) dans un peuplement peut également permettre la coexistence de différentes espèces mais en nombre limité (Gravel 2010). Cette dernière étude souligne d'ailleurs que ce compromis doit jouer un faible rôle dans la coexistence à long terme de nombreuses espèces dans un peuplement forestier.

Concernant la productivité des peuplements forestiers, la différence de tolérance à l'ombre au sein d'un peuplement a été proposée depuis plusieurs années comme un facteur pouvant augmenter leur productivité (Kelty *et al.* 1992, Pretzsch 2005). En 2005, Pretzsch propose qu'une productivité augmentée des peuplements forestiers mélangés par rapport aux peuplements purs peut être atteinte en associant des espèces tolérantes à l'ombre (hêtre, sapin), des espèces semi-tolérantes (épicéa, Douglas) et des espèces intolérantes à l'ombre (mélèze, pin sylvestre). Dans un peuplement stratifié présentant des différences de tolérance à l'ombre entre les espèces, la lumière transmise à travers la canopée pourra être utilisée par les arbres dominés et la productivité finale du peuplement serait ainsi augmentée. Ishii *et al.* (2013) précisent cette hypothèse et proposent que si la divergence de traits liés aux capacités photosynthétiques des espèces se différencie le long d'un gradient vertical de disponibilité de la lumière résultant donc en une complémentarité de l'utilisation de la lumière, alors la productivité de l'écosystème serait augmentée par une augmentation de la diversité des espèces. Plus récemment, Forrester & Bauhus (2016) évoquent des mélanges composés d'espèces à croissance rapide avec une efficacité d'utilisation de la lumière élevée dans les strates supérieures de la canopée et d'espèces plus tolérantes à l'ombre avec une surface foliaire et une absorption de la lumière importante dans les strates inférieures de la canopée. De tels mélanges auraient ainsi une absorption de la lumière plus importante que des peuplements purs de l'espèce la moins tolérante composant le mélange

et une efficience d'utilisation de la lumière plus élevée que les peuplements purs de l'espèce la plus tolérante.

Malgré le fait que ces hypothèses ait été clairement énoncées par différents chercheurs comme suite à donner à leur recherche ou comme moyen potentiel d'optimisation de la productivité dans des forêts mélangées gérées, à notre connaissance, personne, à ce jour, ne les a testées avec des données empiriques (pour un exemple d'analyse par simulations, voir Forrester & Tang 2015).

I.2 Objectifs et hypothèses

I.2.1 Objectifs

L'objectif principal de ce travail de thèse est **de quantifier l'effet marginal de l'hétérogénéité des tailles sur la production des peuplements forestiers** en lien avec les caractéristiques fonctionnelles des espèces.

Cet objectif peut se décomposer en deux sous objectifs :

- Mieux qualifier et quantifier l'effet de l'hétérogénéité des tailles dans des peuplements purs de différentes espèces. Les travaux menés précédemment ont testés l'effet de l'hétérogénéité des tailles pour un nombre réduit d'espèces sans chercher à établir des liens entre caractéristiques des espèces et effet de l'hétérogénéité des tailles.
- Tester si la structuration des caractéristiques fonctionnelles selon la taille des arbres a un effet sur la production. Les travaux précédents ont révélé des effets de l'hétérogénéité des tailles dans les peuplements mélangés mais n'ont pas testé de manière directe l'effet de la covariation taille-tolérance à l'ombre sur la production à partir de données empiriques.

I.2.2 Hypothèses

Les hypothèses de travail pour mener à bien nos objectifs seront différents entre les peuplements purs et les peuplements mélangés.

I.2.2.1 **En peuplements purs**

Comme nous l'avons vu, l'effet de l'hétérogénéité des tailles reste encore mal connu à ce jour. La première étape de notre étude sera donc de tester et quantifier l'effet marginal de l'hétérogénéité des tailles sur la production de peuplements purs de différentes espèces. En lien avec les résultats de précédentes études, nous avancerons ici l'hypothèse qu'**une augmentation de l'hétérogénéité des tailles au sein d'un peuplement pur a un effet négatif sur sa production (H1)**. Cette hypothèse repose sur l'idée que l'hétérogénéité des tailles crée une stratification au sein du peuplement entraînant une perte de croissance des arbres les plus petits non compensée par le gain de croissances des arbres dominants. Ce mécanisme nous conduit à proposer une deuxième hypothèse lié à la tolérance à l'ombre des espèces, **l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production est d'autant plus négatif**

que l'espèce est intolérante à l'ombre (H2). En effet, la perte de lumière de certains individus dominés au sein du peuplement devrait entraîner une perte de croissance inversement proportionnelle à leur tolérance à l'ombre (plus l'espèce est tolérante, moins sa croissance est affectée).

I.2.2.2 En peuplements mélangés

Malgré les résultats contradictoires présentés précédemment, notre principale hypothèse est que **l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production est globalement négatif en peuplements mélangés (H3).**

Pour deux peuplements ayant la même structure, nous supposons, en lien avec la théorie de la niche, qu'**il existe un effet positif de la diversité fonctionnelle, diversité de tolérance à l'ombre dans notre cas, sur la production (H4.1).** De plus, nous proposons le fait que l'effet de cette diversité est lié à la hiérarchie des individus des différentes espèces au sein de la canopée. Lorsque celle-ci est dominée par des espèces intolérantes et que les espèces tolérantes sont en sous-étage alors la production du peuplement est augmentée. Dans le cas contraire, cette production sera diminuée. Nous formalisons cela dans notre dernière hypothèse, **la production d'un peuplement mélangé est augmentée lorsque la covariation entre tolérance à l'ombre et taille des individus est négative** (les espèces les plus tolérantes ayant donc les tailles les plus faibles) **(H4.2) (Fig.6).**

Il est important de noter que l'on attend une baisse de l'ensemble de ces effets lorsque la densité du peuplement diminue en raison d'une diminution des interactions compétitives entre individus et espèces.

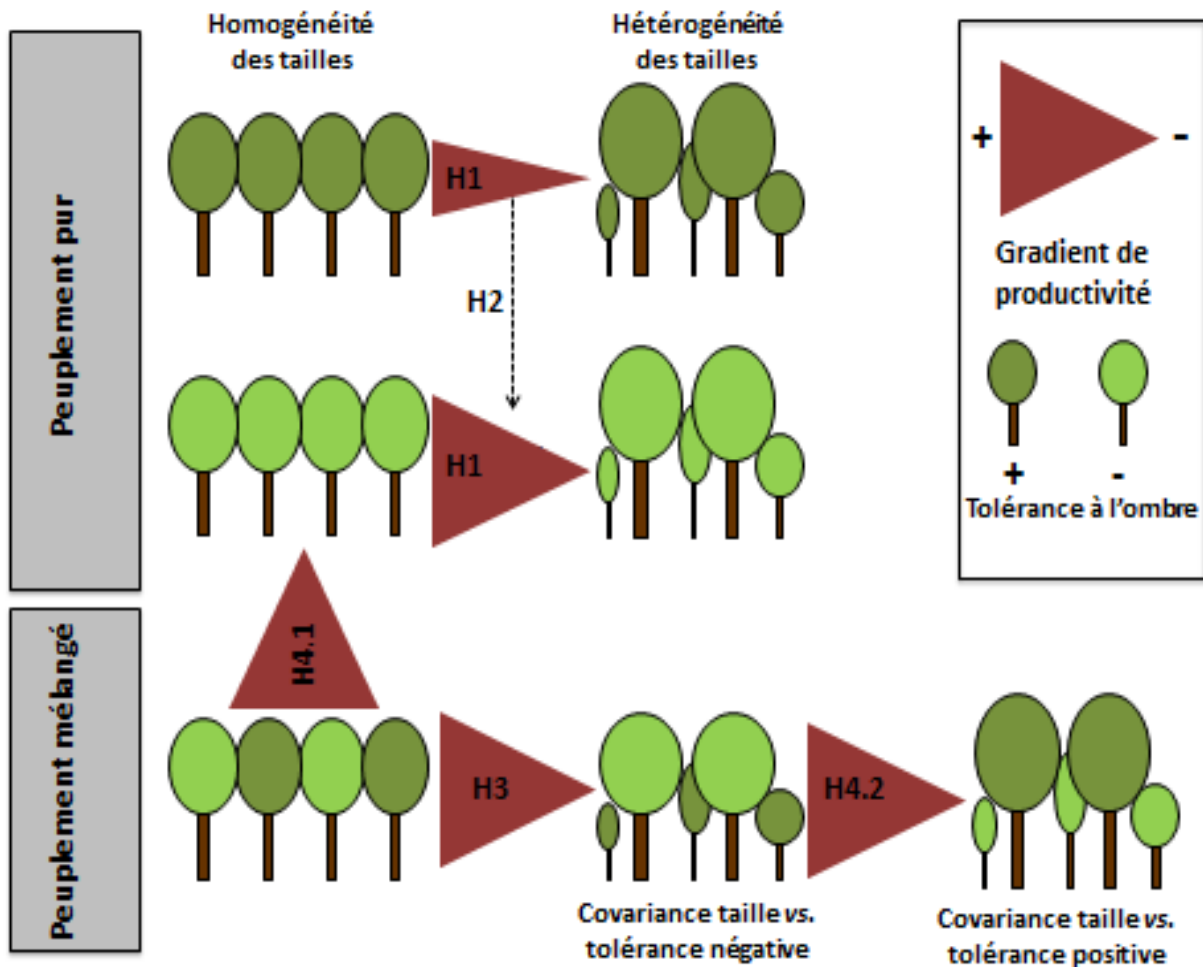


Figure 6 : Schéma représentant les différentes hypothèses testées lors de cette thèse. Toutes ces hypothèses sont testées pour des peuplements ayant la même densité et le même diamètre moyen.

I.3 Structure de la thèse

Cette introduction nous a permis de faire un état des lieux de la littérature dans le domaine et d'exposer les questions nous semblant pertinentes à étudier dans le cadre de cette thèse. Dans une première partie, nous présentons d'abord succinctement les trois principales approches qui ont été développées pour étudier la relation diversité-productivité ainsi que les choix méthodologiques que nous avons faits pour la suite de ce travail. La deuxième partie est consacrée à l'étude de la relation diversité-productivité en peuplements purs. Nous nous intéressons donc à l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production de peuplements purs de différentes espèces différant dans leur tolérance à l'ombre (test des hypothèses H1 et H2). La troisième partie sera elle consacrée à l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production de peuplements mélangés (test des hypothèses H3, H4.1 et H4.2). Nous terminerons en discutant l'intérêt et les limites de nos résultats en les resituant dans le cadre plus large de l'étude de la relation diversité-productivité. Cette synthèse sera l'occasion de revenir sur les mécanismes mis en jeu pour expliquer nos résultats et de présenter les perspectives qu'ouvre ce travail de thèse.

II _Données, indices et variables utilisées

Dans cette première partie nous passerons tout d'abord en revue les différentes approches qui sont envisageables pour étudier la relation diversité-productivité. Ensuite nous présenterons les données et les méthodes qui ont été mobilisées dans le cadre de ce travail de thèse.

II.1 Différentes approches pour l'étude de la relation diversité productivité : avantages et inconvénients

L'étude de la relation qui existe entre la diversité des communautés et leur productivité a fait l'objet de nombreuses recherches et controverses ces vingt dernières années (Mittelbach *et al.* 2001; Reiss *et al.* 2009). L'une des raisons de ces controverses est lié au fait que les auteurs ont utilisé des méthodologies différentes pour étudier cette relation. Les différentes méthodes utilisées vont de l'expérimentation, souvent par plantation, à l'observation ou bien la simulation. Comme le travail de cette thèse se concentre sur les forêts nous nous limiterons à décrire les avantages et inconvénients de ces approches lors de l'étude de la relation diversité-productivité en peuplements forestiers.

II.1.1 Plantation/expérimentation

Pour étudier la relation qui existe entre la diversité en forêt et la productivité, un gradient de diversité en espèces allant de peuplements monospécifiques à des mélanges à plusieurs espèces est nécessaire. En partant d'un peuplement déjà établi, deux approches peuvent être considérées : certaines espèces peuvent être retirées d'un mélange déjà riche en espèces (« *removal experiments* ») ou bien des espèces peuvent être ajoutées à un peuplement pur ou dont la diversité est faible (« *addition experiment* ») (Scherer-Lorenzen *et al.* 2005). Cette dernière possibilité est difficilement réalisable en peuplements matures mais mérite d'être considérée après des coupes rases, dans des zones de régénérations ou encore dans des plantations récentes. Finalement il est aussi possible de créer ce gradient de diversité en partant d'une nouvelle plantation de la même façon que cela a été fait lors des expérimentations sur les herbacées (Hector 1999; Tilman *et al.* 2001). Cette méthode a été intitulée « approche des communautés synthétiques » ("*synthetic-community approach*") (Scherer-Lorenzen *et al.* 2005).

Il existe de nombreuses difficultés pour concevoir, réaliser et interpréter les résultats d'expérimentation qui manipulent la diversité des forêts. Le premier concerne le fait que ces plantations ont bien souvent une structure régulière et ne sont pas des forêts établies naturellement. On peut également citer le problème de l'hétérogénéité environnementale ; pour exclure d'éventuels facteurs confondants, les variables abiotiques au sein du site d'étude doivent être aussi homogènes que possibles. Or on sait que de faibles variations des caractéristiques du sol peuvent avoir de grandes conséquences sur la croissance des arbres (Oliver & Larson 1996). Les autres principaux problèmes soulevés lors de la mise en place d'une expérience à large échelle sont l'unité de diversité (espèce, traits, gènes, etc...), le gradient de diversité et l'élaboration des différentes placettes mélangées, la taille des parcelles, le type de gestion etc. (Scherer-Lorenzen *et al.*, 2005, Leuschner *et al.*, 2009)

Ces dernières années, un important réseau international de plantations s'est formé pour s'intéresser à la relation diversité-productivité notamment (d'autres aspects sont étudiés comme la séquestration du carbone, la résistance aux insectes) : TreeDivNet (Verheyen *et al.*

2016). Ces plantations sont plus diversifiées que les plantations traditionnelles, souvent composées d'un nombre restreint d'espèces importantes économiquement. Le but de ce réseau est d'augmenter la richesse spécifique, la diversité génétique mais aussi structurelle. Ce réseau est actuellement composé de 18 expériences différentes établies sur 36 sites à travers le globe et dans 5 écorégions (Verheyen *et al.* 2016).

II.1.2 Observation

Comme nous venons de le voir, bien que les plantations offrent des avantages, les quelques expériences présentant un haut niveau de diversité ont été mises en places uniquement dans la dernière décennie et sont donc encore très jeunes. Bien que des patrons différents aient été mis en évidence dans la relation diversité-fonctionnement des écosystèmes (Lei *et al.* 2009; Potvin *et al.* 2011), ces forêts sont encore loin de la maturité. Un autre moyen d'étudier la relation diversité-productivité dans les forêts, complémentaire de l'approche par plantation présentée, consiste à étudier des forêts naturelles ou semi-naturelles déjà implantées.

Les données d'inventaires forestiers, maintenant disponibles dans de nombreux pays ou régions, ont permis de nombreuses études sur le fonctionnement des écosystèmes et notamment la relation diversité-productivité (Caspersen & Pacala 2001; Vilà *et al.* 2005; Paquette & Messier 2011; Gamfeldt *et al.* 2013). Ce type de données à l'avantage de recouvrir une grande diversité de situations et de mélanges. Cependant les placettes sont généralement de taille réduite et il est nécessaire de contrôler de nombreux autres facteurs pouvant influencer sur la relation diversité-productivité.

Une autre possibilité est l'étude comparée de placettes le long d'un gradient de diversité dans des forêts matures tout en contrôlant au maximum les facteurs environnementaux. Cette méthode présente l'avantage de mieux isoler les potentiels effets de diversité des facteurs environnementaux confondants (Baeten *et al.* 2013). C'est le but défendu par le réseau FunDivEUROPE (FunDivEUROPE: *Functional significance of forest biodiversity*; www.fundiveurope.eu), un ensemble de placettes établies le long d'un gradient de diversité spécifique dans 6 types de forêts à l'échelle européenne.

Finalement, il est également possible d'utiliser une approche par triplets (Pretzsch *et al.* 2010; Pretzsch *et al.* 2015; Pretzsch *et al.* 2016). Un triplet est composé d'une placette pur d'une espèce, d'une placette pur d'une autre espèce et enfin d'une placette où ces deux espèces cibles sont en mélange. Les placettes pures sont utilisées comme référence pour quantifier les effets positifs ou négatifs du mélange. Ce type d'expérimentation à l'avantage de comparer des placettes proches l'une de l'autre et donc de minimiser les variations de site qui pourrait influencer la productivité d'une placette par rapport aux autres. L'inconvénient majeur de cette approche est qu'elle permet de comparer des peuplements purs à des peuplements mélangés à deux espèces uniquement.

II.1.3 Modélisation

Finalement, pour éviter les différents soucis évoqués dans les deux parties précédentes la dernière possibilité méthodologique pour étudier la relation diversité-productivité est la

simulation par modélisation numérique. Les modèles présentent l'avantage de permettre de tester des combinaisons de variables (espèces, structure, traitements sylvicoles, climat, sol) qui n'existent pas naturellement. Deux grands types de modèles existent pour simuler la dynamique et la croissance des forêts : d'un côté les modèles empiriques, de l'autre les modèles plus mécanistiques. Les premiers sont développés en étudiant des relations entre certaines espèces et sur des jeux de données importants pour essayer de dégager des relations claires (dominance, compétition, ombrage etc...) entre ces espèces. Leurs prédictions sont donc limitées aux structures et conditions de site (climat, sol) présents dans les données car ils ne prennent pas en compte les facteurs influençant la croissance forestière tels que la disponibilité des ressources, le climat ou les traitements sylvicoles (Monserud, 2003). Les seconds types de modèles se basent plutôt sur des processus physiologiques généraux et permettent d'explorer des conditions non testées en termes de site, combinaisons d'espèces et traitement sylvicoles (Weiskittel et al., 2010). La mise en place de ces modèles qui s'intéressent souvent à des échelles très fines, requiert des de nombreuses données physiologiques difficiles à obtenir (Battaglia & Sands 1998).

Dernièrement, pour tenter de concilier les avantages de ces deux approches, des modèles hybrides ont été développés (Härkönen et al., 2010; Landsberg and Sands, 2010; Weiskittel et al., 2010 ; Forrester & Tang 2015). Ces modèles (ex. FORCLIM, 3PG) incluent des capacités pour décrire les interactions entre individus au sein d'un peuplement mais également avec son environnement ce qui permet donc de modéliser les changements environnementaux (Battaglia and Sands, 1998). De plus, les relations physiologiques complexes peuvent être simplifiées ce qui permet de réduire le nombre de paramètres et le volume de données nécessaires à la construction d'un tel modèle (Forrester & Tang 2015). Ces modèles sont depuis utilisés pour étudier la relation diversité-productivité sur du très long terme avec notamment l'avantage de pouvoir prendre en compte la stabilité de cette relation (2000 ans pour Morin et al. 2011 et Morin et al. 2014).

Dans le but d'étudier l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production dans des peuplements purs et mélangés nous avons été amenés à choisir l'approche par analyse de données empiriques. En effet, aucun dispositif expérimental ne teste à l'heure actuelle l'effet de l'hétérogénéité des tailles et la mise en place d'un tel dispositif n'est pas réalisable dans le cadre d'un travail de thèse. De plus, les modèles dépendent de leur domaine de calibration et une approche uniquement basée sur de la modélisation ne nous semblait pas pertinente. Les données empiriques que nous avons utilisées permettent de couvrir de larges gradients de mélanges et de type de peuplements, et ainsi une large gamme d'hétérogénéité des tailles. L'utilisation conjointe de données empiriques et d'un modèle de simulation de la dynamique forestière semble intéressante pour tester la cohérence des résultats à partir d'approches différentes et également de mieux discuter les résultats obtenus au regard des caractéristiques du modèle.

II.2 Outils et méthodes utilisées dans le cadre de ce travail de thèse

II.2.1 L'inventaire forestier national

II.2.1.1 Présentation

Ce service mis en place par l'institut national de l'information géographique et forestière (IGN) est chargé de l'inventaire permanent des ressources forestières nationales, qu'elles soient publiques ou bien privées. Les données collectées sur le terrain sont ensuite enregistrées dans des bases de données et permettent de connaître l'état, l'évolution dans le temps et les potentialités de la forêt française. Les caractéristiques forestières peuvent ainsi être analysées à l'échelle nationale, régionale ou bien même par grande région écologique. Cependant, du fait des caractéristiques de propriétés, la localisation précise du point d'inventaire n'est jamais divulguée.

II.2.1.2 Protocole

Depuis 2004, la méthode d'inventaire réside en un sondage systématique (maille d'1km²) appliqué sur l'ensemble du territoire (Fig.7). Cette méthode a pour avantage de produire des résultats nationaux et régionaux précis et représentatifs en combinant les données issues de 5 campagnes annuelles.

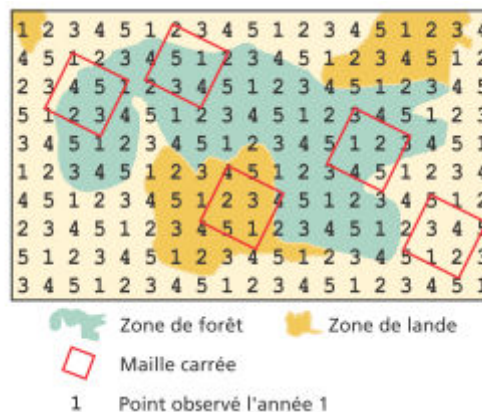


Figure 7 : Echantillon complet systématique dans l'espace et dans le temps (source IFN)

Différents niveaux d'analyse sont ensuite mis en place à densité croissante associant de la photo-interprétation à grande échelle et des relevés de terrain plus locaux. La photo interprétation permet de classer les différents points selon l'occupation du sol (forêt, lande, etc...) et son utilisation (production de bois, agricole, etc...). En aval de cette analyse, 9000 points d'inventaire environ sont visités chaque année. Les points situés en forêt de production³ sont soumis à un protocole de mesures précis (Fig. 8).

³ Forêt de production : La forêt de production est un terrain de superficie au moins égale à 50 ares et de largeur supérieure ou égale à 20 m où croissent des arbres dont le taux de couvert absolu est au moins égal à 10 % et pouvant être utilisés pour produire du bois. Cela signifie que le terrain doit permettre une production de bois sans qu'une autre utilisation ou les conditions physiques ne viennent en empêcher l'exploitation (définition selon l'IGN)

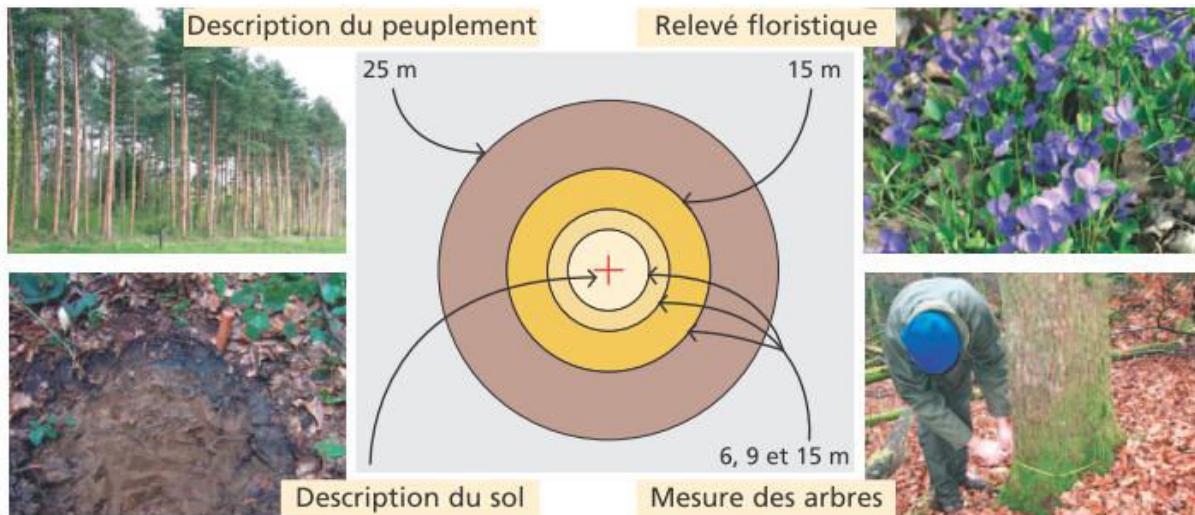


Figure 8: Observation et mesures sur les points de forêt de production (source IFN)

Les données disponibles sur ces points d'inventaire regroupent la description du sol et du peuplement, un relevé floristique ainsi qu'une mesure des arbres. A l'échelle individuelle (pour chaque arbre), les données les plus pertinentes pour notre étude sont des relevés d'espèce, de circonférence, de hauteur et d'accroissement en diamètre notamment. Pour chaque placette, des mesures abiotiques (pente, portance du sol, coordonnées GPS, etc...) sont combinées à des mesures écologiques (couverture et utilisation du sol, structure forestière, relevé floristique, données pédologiques, etc...). De plus, grâce à leur géo-référencement, ces données peuvent être complétées par des données climatiques.

II.2.1.3 Préparation des données

Dans le cadre de ma thèse, j'ai utilisé les données des inventaires 2006 à 2011 ce qui constitue donc un cycle complet à l'échelle nationale. J'ai ainsi disposé de plus de 44 000 points d'échantillonnage distribués sur tous le territoire métropolitain.

La première phase de mon travail a été de sélectionner, dans ces données, les placettes selon des critères pertinents pour la thématique de cette thèse. Tout d'abord nous avons choisi d'écartier les placettes dans lesquelles une coupe récente (les cinq dernières années précédant l'inventaire) avait eu lieu car dans ce cas l'état du peuplement au moment de l'inventaire ne reflétait pas les conditions de croissance mesurées sur les 5 dernières années. De la même manière nous avons exclu les plantations, d'une part pour garder des placettes qui bien que gérées présentent des caractéristiques naturelles, d'autre part car ces placettes ont souvent une faible hétérogénéité des tailles et une structure spatiale très spécifique. Les placettes situées en lisière de forêt qui sont par conséquent des placettes incomplètes ont été écartées. Un autre choix s'est fait en fonction de la structure des peuplements pour lesquels nous avons exclu toutes les structures de type taillis. Ces peuplements ont en effet un intérêt limité pour notre étude de par la relative homogénéité des tailles lié au processus de gestion. Finalement les placettes composées d'un unique arbre ont été elles aussi écartées de notre jeu de données.

La deuxième étape a consisté à harmoniser du mieux possible le protocole qui a subi quelques variations durant les années considérées. La plus importante modification a été l'introduction à partir de la campagne de relevés 2009 d'arbres simplifiés. Sur ces arbres seulement deux mesures sont prises : l'espèce et la circonférence de l'arbre. Cela signifie

qu'il a fallu estimer les accroissements ainsi que les hauteurs pour ces arbres. Pour cela nous avons évalué deux méthodes différentes :

- La première consistait en une régression prenant en compte le diamètre et l'accroissement des arbres mesurés pour estimer l'accroissement des arbres simplifiés avec un effet aléatoire pour les placettes.
- La seconde méthode consiste à attribuer à chaque arbre simplifié l'accroissement moyen des arbres mesurés pour la même espèce dans sa catégorie de diamètre.

Ces deux méthodes nous ont donné des résultats assez proches. Nous avons donc appliqué le principe de parcimonie et avons choisi de retenir la seconde qui est la plus simple à mettre en œuvre et qui limite les incertitudes liées à la modélisation statistique.

Une fois ce jeu de donnée finalisé, nous avons calculé les différentes variables de peuplements utilisées dans notre étude telles que la densité, la surface terrière et la production par exemple.

II.2.1.4 Calcul de la production

Dans le cadre de notre étude nous définissons la production comme l'accroissement en surface terrière à l'échelle de la placette. Pour cela nous avons adapté la formule proposée dans une précédente étude utilisant les données de l'Inventaire Forestier National (Vallet & Pérot 2011) :

$$dG = \frac{1}{5} \sum_i \frac{10^{-4}}{4\pi} (c_{130,i}^2 - (c_{130,i} - 2\pi \times ir_{5,i})^2) w_i \quad (1)$$

Avec :

- dG ($m^2ha^{-1}an^{-1}$) l'accroissement moyen en surface terrière sur 5 ans,
- $\frac{1}{5}$ pour calculer une moyenne annuelle car l'IFN fournit la croissance sur les cinq dernières années. De la même manière, 10^{-4} permet de convertir les cm^2 en m^2
- $c_{130,i}$ (cm) la circonférence à hauteur de poitrine de chaque arbre i ,
- $ir_{5,i}$ (cm) l'accroissement radial sur la période de 5 ans obtenue par carottage.
- w_i ($trees.ha^{-1}$) la pondération de chaque arbre pour représenter son poids à l'hectare en prenant en compte l'effet de bord.

Le protocole d'échantillonnage des données de l'inventaire forestier a évolué durant les années considérées dans notre étude. L'évolution majeure se situant dans l'introduction d'arbres « simplifiés » en 2009. Si le nombre d'arbres pour une espèce et une classe d'âge donnée est supérieur à 6 alors les arbres supplémentaires sont classés dans les arbres simplifiés : arbres pour lesquels seuls l'espèce et la circonférence à hauteur de poitrine (c_{130}) a été relevée. Il nous a donc été nécessaire d'estimer l'accroissement de ces arbres simplifiés pour estimer la production des placettes. Pour cela, nous avons deux méthodes :

- Nous avons affecté aux arbres simplifiés d'une placette l'accroissement moyen des arbres mesurés de même classe de diamètre et même espèce pour cette même placette.

- Nous avons ajusté un modèle d'accroissement radial (ir) en fonction de la circonférence à hauteur de poitrine (c_{130}) mesurée avec un effet aléatoire (a_p) placette : $\log(ir) = a_p + b \times \log(c_{130})$. Cela nous a permis d'estimer l'accroissement des arbres simplifiés pour chaque placette. Ce modèle a été ajusté à l'aide de statistique hiérarchique bayésienne utilisant le logiciel JAGS (Plummer 2003).

Les deux méthodes nous ont donné des résultats assez similaires et nous avons donc choisi d'utiliser la première méthode (accroissement moyen de l'espèce et classe d'âge). Cette méthode nous a semblé avoir moins d'incertitudes dues à l'absence de modélisation.

II.2.2 Le modèle de dynamique forestière SAMSARA 2

Dans le modèle Samsara2 (Courbaud *et al.* 2015), un peuplement est représenté par une liste d'arbres et une liste de semis localisés sur une placette de terrain. Cette placette est découpée en cellules de sol qui servent de supports aux arbres. Chaque arbre est lui caractérisé par différentes variables : un identifiant, ses coordonnées x,y,z , son espèce, son diamètre à hauteur de poitrine (DHP), trois variables décrivant le houppier (hauteur totale, hauteur de la base et rayon de du houppier). Des rayons lumineux visent le centre de chaque cellule de sol et sont utilisés pour calculer la lumière interceptée par chaque arbre et la lumière arrivant sur chaque cellule de sol durant une saison de végétation (Courbaud *et al.*, 2003) (Fig.9).

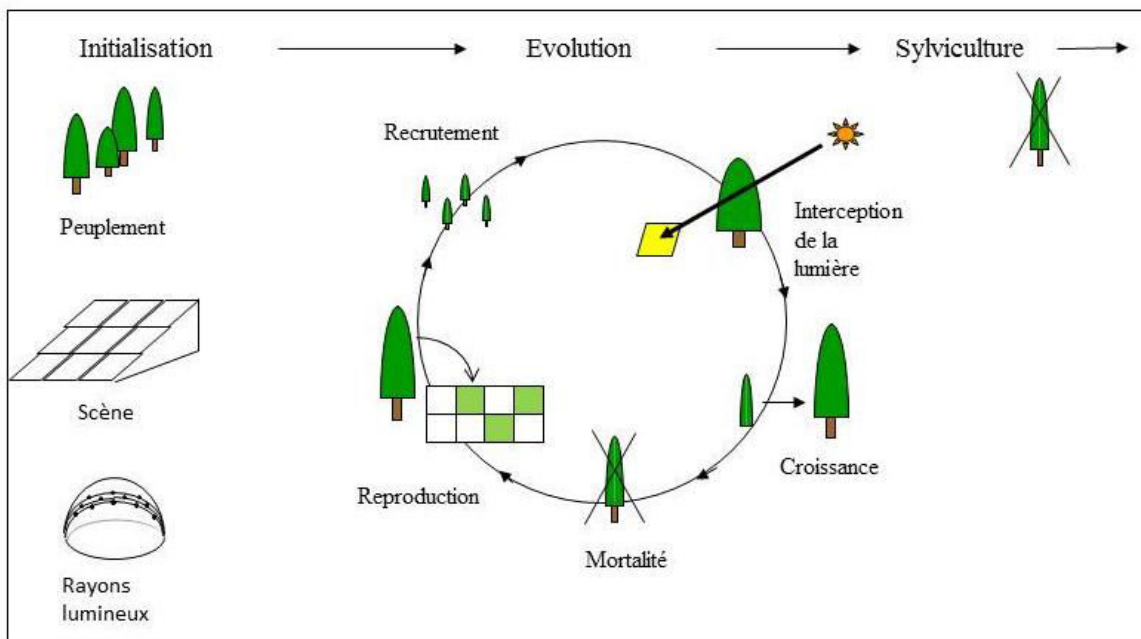


Figure 9 : Illustration des différents processus simulés par le modèle Samsara2 (Courbaud *et al.* 2015)

L'accroissement en surface terrière d'un arbre dépend de la lumière interceptée et intègre un effet ontogénique (l'interception dépend de la taille de l'arbre) et un effet compétition (la lumière incidente dépend des voisins). La mortalité d'un arbre quant à elle dépend du DHP et de la compétition subie par un arbre donné. Les processus démographiques (croissance,

mortalité, régénération) sont calculés avec un pas de temps annuel et l'interception de la lumière mise à jour tous les 5ans pour limiter les temps de calcul.

Pour les simulations réalisées dans le cadre de la thèse nous avons sélectionnées toutes les placettes de l'Inventaire Forestier National (IFN) contenant les trois espèces que Samsara2 est capable de modéliser à savoir le sapin, le hêtre et l'épicéa. Sur ces placettes, nous avons alors dénombré les arbres par classe de diamètre de 5cm en 5cm et leur avons appliqué les pondérations fournies par l'IFN pour calculer leur représentativité sur une placette d'1 hectare, superficie minimale de simulation dans Samsara2. Les coordonnées géographiques des arbres n'étant pas fournies, nous avons dû les tirer au sort aléatoirement pour générer les peuplements initiaux, c'est-à-dire la liste des arbres du peuplement avec leurs caractéristiques.

Dans le cadre de cette thèse, l'utilisation de Samsara2, qui repose sur un algorithme détaillé d'interception de la lumière par les arbres, nous a permis de confronter nos résultats provenant de données empiriques à un modèle basé sur la compétition pour la lumière uniquement et ainsi de pouvoir proposer des mécanismes expliquant l'effet de l'hétérogénéité des tailles à l'échelle du peuplement.

II.2.3 Indices d'inégalité des tailles

On s'intéresse ici à la diversité des dimensions dans un peuplement forestier notamment le diamètre et la hauteur qui sont les deux variables le plus facilement mesurables sur le terrain.

II.2.3.1 Les principaux indices utilisés

La majorité des indices utilisés pour quantifier la diversité des espèces sont transposables et utilisables pour la diversité des dimensions lorsque les catégories représentent des classes de tailles en lieu et place des espèces. L'exemple le plus connu et le plus largement utilisé dans les premières études traitant de diversité des tailles est celui de l'indice d'entropie de Shannon H' appliqué à la surface terrière ventilée par classes de diamètre (Staudhammer & LeMay 2001; Lexerød & Eid 2006).

D'autres indices statistiques (Tableau 1) plus classiques mesurant la dispersion peuvent également être utilisés pour quantifier la diversité des tailles. Parmi ceux-ci, le plus simple est sans doute l'écart-type. Appliqué aux diamètres d'un peuplement il donnera une information sur la diversité des diamètres (Varga, Chen & Klinka 2005). Cet indice tend cependant à donner un maximum de diversité pour des peuplements à structure bimodale alors que l'indice de Shannon, selon qu'il est appliqué à la densité ou à la surface terrière, fournira un maximum de diversité pour des structures uniformes ou exponentielles décroissantes (J inverse). Le coefficient de variation, c'est-à-dire le rapport de l'écart type sur la moyenne, a également été utilisé (Zingg et al., 2007). Cet indice se révèle souvent assez proche d'un indice de plus en plus utilisé ces dernières années : le coefficient de Gini. Ces derniers indices présentent l'avantage d'être sans dimension et, contrairement à l'indice de Shannon, de ne pas nécessiter de définition de classes de diamètre ou de hauteur.

Finalement certains auteurs ont proposé de combiner les indices de diversité des tailles et les indices de diversité des espèces en utilisant par exemple l'indice de Shannon (on parle alors d'indice composite). Cet indice, calculé par espèce et par classe de diamètre, considère une diversité maximale dans des peuplements ayant une surface terrière égale dans toutes leurs classes de diamètre et que, dans chacune de ces classes, les espèces présentent une

même abondance. D'autres indices assez élaborés combinent également ces deux informations. C'est le cas par exemple de l'indice de variance SDVI proposé par Staudhammer et Lemay (2001).

Notre objectif pour ce travail de thèse étant de démêler les effets de diversité (espèces et tailles des individus), ces derniers indices synthétiques ne semblent pas les plus appropriés. L'indice de Shannon reste une valeur sûre dans la mesure de la diversité malgré la nécessité de définir des classes. Il semble de plus, posséder un bon pouvoir discriminant pour différencier les structures forestières (Lexerød & Eid 2006). Cependant la performance de cet indice semble inférieure à celle du coefficient de Gini (Lexerød & Eid 2006; Valbuena *et al.* 2012) que nous allons maintenant présenter.

Tableau 1 : Indices quantifiant la diversité des tailles des individus au sein d'un peuplement (Trouvé 2011)

Indice	Bornes	Équation	Description
Indice de Gini	[0, 1]	$Gini = \frac{\sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^n g_j - g_i }{2n^2 \bar{g}}$ et $Gini = 2 \times \frac{\sum_{i=1}^n i \cdot g_i}{n(n-1)\bar{g}} - \frac{n+1}{n-1}$	g_i et g_j : la surface terrière des arbres de i et j , \bar{g} : surface terrière de l'arbre moyen n : nombre total d'arbres
Écart-type	[0, ?]	$\sigma = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (dbh_i - dbh_{moyen})^2}{n}}$	dbh : diamètre à 1m 30 dbh_{moyen} : diamètre à 1m 30 moyen σ : écart-type
Coefficient de variation	[0, 100]	$\frac{\sigma}{dbh_{moyen}}$	
Coefficient d'asymétrie	[0, ?]	$sk = \frac{\sum_{i=1}^n (dbh_i - dbh)^3}{(n-1) \cdot \sigma_{dbh}^3}$	
Indice de variance	[0, 1]	$SDVI_{dbh} = \begin{cases} 1 - \left(\frac{\sigma_U^2 - \sigma^2}{\sigma_U^2} \right)^{p_1} & \text{si } \sigma^2 \leq \sigma_U^2 \\ 1 - \left(\frac{\sigma^2 - \sigma_U^2}{m \cdot \sigma_{max}^2 - \sigma_U^2} \right)^{p_2} & \text{si } \sigma^2 > \sigma_U^2 \end{cases}$ $\sigma_{max}^2 = \frac{(b-a)^2}{4}, \sigma_U^2 = \frac{(b-a)^2}{12}$	σ^2 : variance σ_U^2 : variance associée à une distribution uniforme m : paramètre déterminant la valeur de la diversité obtenue pour la variance maximale p_1 et p_2 : paramètres de forme a et b définissent les bornes de la distribution en diamètre
Shannon espèce diamètre	[0, ln(SxC)]	$H_{sp,dbh} = - \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^C p_{ij} \ln(p_{ij})$	S : nombre total d'espèces C : Nombre de classes de diamètres p_i : abondance relative de l'espèce i
Indice de variance espèces et diamètres	[0, 1]	$SDVI_{species,dbh} = \sum_{i=1}^S p_i SDVI_{i,dbh}$	

II.2.3.2 Le coefficient de Gini

Le coefficient de Gini est une mesure de la dispersion d'une distribution dans une population. D'abord utilisé en économie pour quantifier les inégalités de revenus entre individus, il est maintenant de plus en plus utilisé en écologie. Ses premières utilisations en

écologie remonte au milieu des années 1980 (Weiner 1985; Knox, Peet & Christensen 1989; Geber 1989).

Il est défini comme le double de l'aire entre la courbe de Lorenz et la diagonale d'égalité absolue (Fig. 10). Le coefficient de Gini vaut 0 lorsque tous les individus d'une population sont identiques (égalité parfaite) et 1 lorsqu'un seul individu possède une valeur non nulle (inégalité parfaite). Ces valeurs appliquées en écologie forestière restent toutefois théoriques et dans les faits les valeurs observées se situent plutôt entre 0.2 et 0.8. Il présente la propriété d'homogénéité, c'est-à-dire que sa valeur reste inchangée lorsqu'on multiplie chaque proportion par un même scalaire (Dagum 1997).

Dans un peuplement forestier il permet de quantifier l'inégalité des tailles des arbres en se servant de la hauteur, du diamètre ou bien de la surface terrière. Il a été démontré comme ayant de meilleures performances que d'autres indices d'inégalités des taille, H' et SDVI notamment (Valbuena *et al.* 2012). Il a de plus l'avantage de pouvoir être utilisé avec toutes les espèces et dans tous types d'écosystèmes forestiers et ne nécessite pas de regroupement en classes des individus.

Pour toute ces raisons, il est maintenant de plus en plus utilisé en écologie (Klopčič & Boncina 2011; Duduman 2011; Valbuena *et al.* 2012). Enfin, le coefficient de Gini représente également une mesure de l'intensité de la compétition asymétrique à l'échelle locale ce qui en fait un candidat idéal pour l'étude de l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production (Cordonnier & Kunstler 2015).

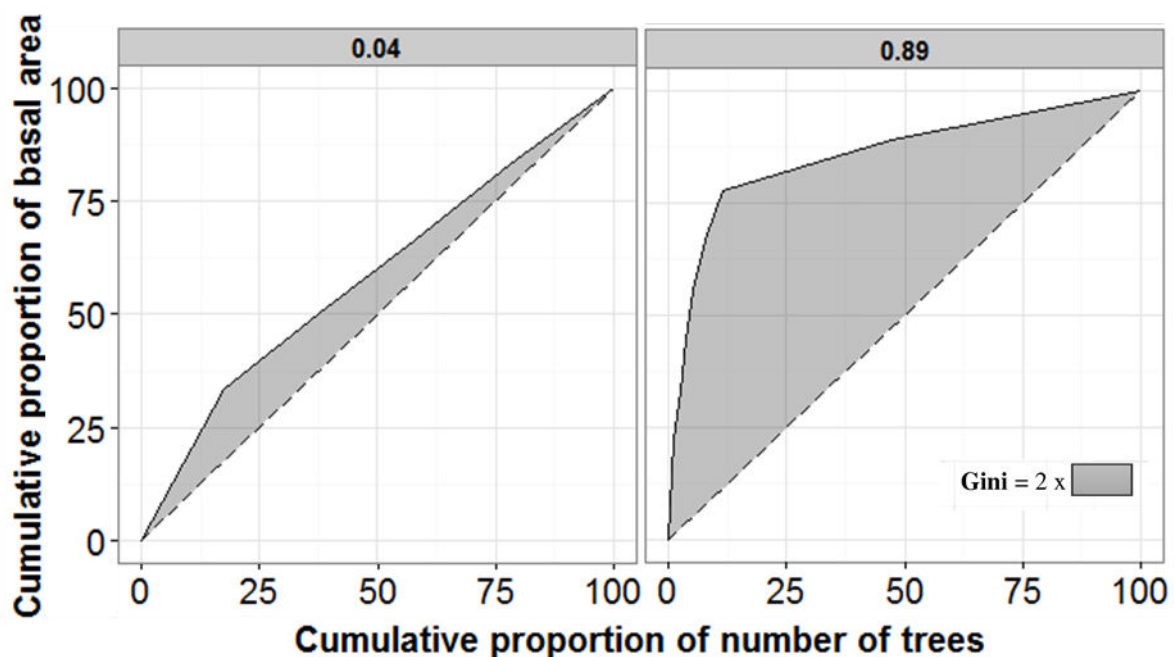


Figure 10: Courbe de Lorenz pour calculer le coefficient de Gini pour 2 placettes d'inventaires différents (les valeurs du coefficient de Gini sont présentes dans le titre de chacun des panneaux) (Bourdier *et al.* 2016).

II.2.4 L'indice de tolérance à l'ombre

La lumière est un facteur environnemental de première importance pour tous les végétaux. La lumière influence la survie et la croissance des plantes mais aussi les interactions compétitives dans la communauté. Dans un peuplement forestier, l'ombre résulte principalement de la structuration de la canopée ce qui fait que la composition et la dynamique des communautés forestières est largement dépendante de la distribution hétérogène de la lumière et donc de la tolérance à l'ombre des individus.

D'un point de vue physiologique la tolérance s'entend souvent comme le niveau minimum de lumière en dessous duquel une plante ne peut pas survivre. Mais d'un point de vue plus biologique, il est nécessaire de prendre en compte le cycle de vie complet de la plante considérée de l'installation à la croissance et ce jusqu'à la reproduction. Dans cette thèse, nous utilisons donc plutôt cette définition de Niinemets & Valladares (2006) qui définissent la tolérance à l'ombre comme la capacité de croissance (et donc de reproduction) à l'ombre. Il ne s'agit donc pas uniquement de survie comme cela peut-être le cas dans certaines études. La tolérance à l'ombre se révèle donc être une caractéristique difficilement mesurable sur le terrain (notamment pour des arbres matures) et qui est souvent approchée par des méthodes de mesures indirectes. Par exemple, la tolérance à l'ombre est associée à de nombreux traits tels que la densité du bois ou le SLA (*specific leaf area*) (Valladares & Niinemets 2008) mais il existe aussi des bases de données internationales présentant des indices de tolérances à l'ombre par espèce.

L'indice de tolérance à l'ombre utilisé dans notre étude est un indice généralisé, qui est valable pour de nombreuses espèces à travers le globe (806) (Niinemets & Valladares, 2006). C'est un indice normalisé qui est compris entre 1 et 5. Cet indice se révèle plus performant que l'indice précédemment utilisé en Europe et développé par Ellenberg (1991).

D'autre part, la tolérance à la sécheresse et à l'engorgement sont également disponibles pour ces mêmes espèces.

Cet indice nous semble donc le plus approprié à notre étude même s'il possède quelques inconvénients. Une seule valeur est attribuée par espèces ce qui fait qu'aucune possibilité de variabilité intraspécifique ne peut être prise en compte. De plus, bien qu'il soit développé pour de très nombreuses espèces, certaines de celles figurant dans notre jeu de données sont absentes de cette liste et seront donc exclues pour ce qui concerne l'effet de la tolérance à l'ombre.

II.2.5 Diversité fonctionnelle et covariation avec la taille

Lors de l'étude des peuplements mélangés, nous avons utilisé trois mesures différentes de tolérance à l'ombre à l'échelle du peuplement. (i) la tolérance à l'ombre moyenne, simplement calculée comme la moyenne arithmétique de la tolérance à l'ombre des arbres composant le peuplement, (ii) la diversité de tolérance à l'ombre calculée à l'aide d'un indice de diversité fonctionnelle FDis (*Functional Dispersion*) (Laliberté & Legendre 2010) et enfin (iii) la covariation entre la tolérance à l'ombre et la taille (diamètre) au sein du peuplement. Le Fdis est très proche de l'indice d'entropie de Rao et présente l'avantage de pouvoir être calculé même en cas de valeurs manquantes pour certains individus et pourrait théoriquement associer plusieurs traits de formes différentes (traits quantitatifs et

qualitatifs). Concernant la mesure de la covariation entre taille et tolérance à l'ombre, elle représente simplement une mesure de la hiérarchie des différentes espèces au sein de la canopée en fonction de leur différence à l'ombre. Une valeur positive de cette covariation représente une canopée dominée par des espèces tolérantes à l'ombre et avec des espèces intolérantes situées en sous étage, alors qu'une valeur négative de covariation représente le cas le plus classique (70% des placettes de notre analyse) d'une canopée dominée par des espèces intolérantes à l'ombre et avec des espèces tolérantes situées en sous-étage (Fig. 11).

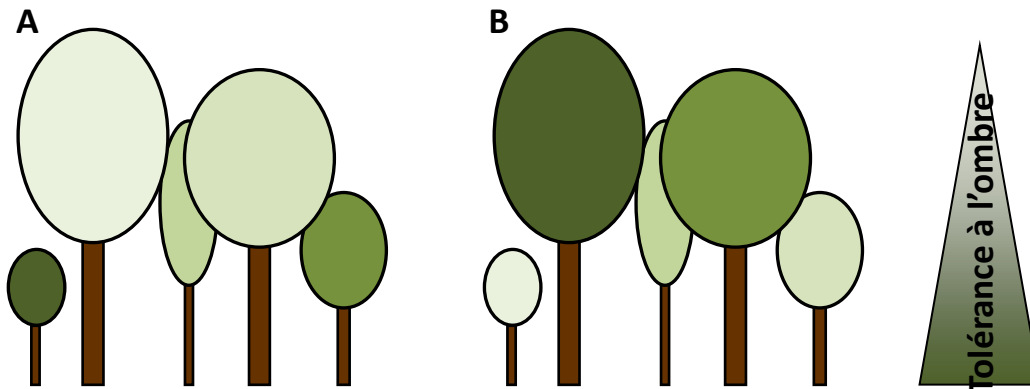


Figure 11 : Représentation de la covariation entre taille et tolérance à l'ombre des arbres dans un peuplement mélangé. (A) Covariation négative entre tolérance à l'ombre et taille des arbres, espèces tolérantes plus petites que les espèces intolérantes (B) Covariation positive entre tolérance à l'ombre et taille des arbres, espèces tolérantes plus grandes que les espèces intolérantes. Pour une meilleure visualisation, la taille est représentée dans ces deux schémas par la hauteur des arbres alors que nous utilisons leur diamètre dans nos analyses.

III _ Effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production en peuplements forestiers monospécifiques

Tree size inequality reduces forest productivity: An analysis combining inventory data for ten European species and a light competition model

Thomas Bourdier^{* 1, 2}, Thomas Cordonnier^{1, 2}, Georges Kunstler^{1, 2}, Christian Piedallu³,
Guillaume Lagarrigues^{1, 2}, Benoît Courbaud^{1, 2}

¹ Irstea, UR EMGR, Centre de Grenoble, 2 rue de la Papeterie-BP 76, F-38402 Saint-Martin-d'Hères, France

² Univ. Grenoble Alpes, F-38402 Grenoble, France

³ AgroParisTech, UMR1092, Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB), ENGREF, 14 rue Girardet, CS14216, FR- 54042 Nancy Cedex, France 2

Correspondence author. Email: thomas.bourdier@irstea.fr

Article publié dans PLOS one en mars 2016

III.1 Summary

Plant structural diversity is usually considered as beneficial for ecosystem functioning. For instance, numerous studies have reported positive species diversity-productivity relationships in plant communities. However, other aspects of structural diversity such as individual size inequality have been far less investigated. In forests, tree size inequality impacts directly tree growth and asymmetric competition, but consequences on forest productivity are still indeterminate. In addition, the effect of tree size inequality on productivity is likely to vary with species shade-tolerance, a key ecological characteristic controlling asymmetric competition and light resource acquisition. Using plot data from the French National Geographic Agency, we studied the response of stand productivity to size inequality for ten forest species differing in shade tolerance. We fitted a basal area stand production model that included abiotic factors, stand density, stand development stage and a tree size inequality index. Then, using a forest dynamics model we explored whether mechanisms of light interception and light use efficiency could explain the tree size inequality effect observed for three of the ten species studied. Size inequality negatively affected basal area increment for seven out of the ten species investigated. However, this effect was not related to the shade tolerance of these species. According to the model simulations, the negative tree size inequality effect could result both from reduced total stand light interception and reduced light use efficiency. Our results demonstrate that negative relationships between size inequality and productivity may be the rule in tree populations. The lack of effect of shade tolerance indicates compensatory mechanisms between effect on light availability and response to light availability. Such a pattern deserves further investigations for mixed forests where complementarity effects between species are involved. When studying the effect of structural diversity on ecosystem productivity, tree size inequality is a major facet that should be taken into account.

Keywords

Asymmetric competition, Gini coefficient, light interception, light use efficiency, Plant population and community dynamics, Samsara2, shade tolerance, structural diversity, stand production model

III.2 Introduction

Over the last few decades, the influence of structural diversity of plant communities on the functioning of ecosystems has been studied for the most part through the lens of species diversity (Loreau *et al.* 2001; Cardinale *et al.* 2006; Isbell *et al.* 2011; Gamfeldt *et al.* 2013). The results indicate that plant diversity influences ecosystem productivity and stability in grasslands (Hector *et al.* 1999) and forests (Paquette & Messier 2011; Morin *et al.* 2011; Zhang *et al.* 2012) through several processes such as complementarity of resource use and sampling effects (Loreau *et al.* 2001). However, the effects of other major components of structural diversity such as spatial heterogeneity or tree size inequality (Pommerening 2002; McElhinny *et al.* 2005; De Boeck *et al.* 2006) have not been widely explored.

Size inequality conditions size hierarchy among individual trees (Thomas & Weiner 1989) and has a great influence on competition processes in a forest stand (Cordonnier & Kunstler 2015). Moreover, silvicultural systems produce contrasted stand structures with different size distributions and size inequalities (Schütz 2002; Duduman 2011). Even-aged stand management strategies reduce size inequalities by regenerating a stand in just a few years and by growing a single cohort of trees, whereas uneven-aged stand strategies increase tree size inequality by regenerating a stand continuously, with young trees growing in small gaps between older trees (Smith *et al.* 1997). Despite these theoretical and applied dimensions, the effects of tree size inequality on productivity at the population or community scales have been little studied explicitly. In mixed forest ecosystems, several authors found positive (Lei *et al.* 2009; Hardiman *et al.* 2011) and/or neutral (Long & Shaw 2010) relationships between size diversity or stand structural complexity and productivity. For monospecific stands of ponderosa pine (*Pinus ponderosa*), European beech (*Fagus sylvatica*) and silver fir (*Abies alba*), neutral or negative relationships were highlighted (Long & Shaw 2010; Cordonnier & Kunstler 2015). In young eucalyptus plantations, a loss in wood biomass was also observed due to increased size heterogeneity of stand structure (Ryan *et al.* 2010). Using a modeling approach, Caspersen *et al.* (Caspersen *et al.* 2011) showed a decrease in wood productivity in stands dominated by few large trees compared to dense stands dominated by small trees. In a coniferous forest, Liang *et al.* (Liang *et al.* 2005, 2007) found for different species a decrease in diameter growth and recruitment or an increase in mortality associated with increased size diversity. These different studies indicate that it is crucial for productivity to disentangle the effects of species diversity and tree size inequality. A first step would be to analyze the effect of tree size inequality in monospecific stands for a larger set of species than the one used in previous studies.

Asymmetric competition (Weiner 1990; Schwinning & Weiner 1998) is an essential mechanism that could influence tree size inequality on stand productivity. Competition for light is considered as the main competition process in forest stands and is characterized by strong asymmetry, i.e., larger trees monopolize light resources more than proportionally to their size (Pretzsch & Biber 2010). This asymmetry leads to a strong competitive hierarchy between dominant and dominated trees (Oliver & Larson 1996). In addition, tree species vary greatly in terms of shade tolerance, i.e., the capacity for a dominated individual to survive and grow at low light levels, which determines their response to asymmetric competition (Niinemets & Valladares 2006). Since shade-tolerant species can grow at low light levels, we can therefore hypothesize that their productivity could be less sensitive to tree size inequality than the productivity of shade-intolerant species. Cordonnier & Kunstler (Cordonnier & Kunstler 2015) showed that in monospecific stands, there was a negative

effect of tree size inequality on stand production that increased with the sensitivity of species to asymmetric competition. However, this shade-tolerance effect has not been studied explicitly.

At the stand scale, the response of stand production to light can be broken down into two performance components: light interception efficiency (LIE, quantity of light intercepted per unit of above-ground biomass) and light use efficiency (LUE, biomass production per unit of light interception), which are both species-dependent (Schwinning 1996). Onoda *et al.* (Onoda *et al.* 2014) showed that LIE and LUE varied with size, taller individuals having a better LIE but a lower LUE. In addition, Laurans *et al.* (Laurans *et al.* 2014) found that species with a small stature were more tolerant to light competition. These differences could modulate the effect of tree size inequality on stand production. Indeed, when tree size inequality of the stand increases, the competition intensity decreases for larger individuals, but increases for smaller individuals. The variations of LUE and LIE with size should thus determine if a competition release for larger trees compensates a competition increase for smaller trees and thus translates into a globally positive or negative effect at the stand scale (see Binkley (Binkley *et al.* 2013) for a discussion of the same processes throughout stand development).

The objective of this study was to clarify the effect of tree size inequality on stand productivity of monospecific forest stands and how this effect may vary between species. Based on a previous study (Cordonnier & Kunstler 2015), we expected a negative effect of tree size inequality on stand production and a decrease in this effect with species shade tolerance. We studied ten species with contrasted shade tolerance using the forest inventory from the National Geographic Agency (NGA) plot data. We explored the respective role of LIE and LUE in explaining the effect of tree size inequality on productivity with Samsara2, a forest dynamics model using a detailed algorithm of light interception by trees.

III.3 Material and methods

III.3.1 Plot data

We used plot data from the NGA data base distributed on a 1km by 1km grid over France (NGA, <http://www.inventaire-forestier.ign.fr>) that combines dendrometric and ecological data. Details on the NGA inventory protocols can be found in S1 Appendix. At the tree level, species identity, height, circumference at breast height (C_{130}) and 5-year radial increments were available. We used data from 2006 to 2011 representing more than 44,000 plots. We excluded plots in coppice stands, plots where a cut had been applied in the last 5 years, plots with a single tree and plots in plantations. We then selected monospecific plots, defined as being composed of a minimum of 80% of their basal area represented by a single species. Plot basal area is the sum of individual tree basal areas, i.e., the cross-section of their trunks at breast height (1.30 m). The stand basal area at the time of measurement was computed based on the circumference of each living tree and their respective weight according to size of the subplot they belong to. We then computed the stand basal area five years before using the following available items: (i) the five years radial increment of living trees, (ii) trees that died during the period (alive five years ago), (iii) trees that were recruited during the period (their C_{130} were below the minimum circumference five years ago according to their five years radial increment).

We used only monospecific plots of the ten most represented species in this data set. The number of plots ranged from 1142 to 152 depending on the species (Table 1).

We calculated basal areas and quadratic mean diameters for each plot from individual tree data. In this study, we defined stand production as the basal area annual increment on the plot, calculated using the following equation adapted from Vallet & Pérot (Vallet & Pérot 2011):

$$dG = \frac{1}{5} \sum_i \frac{10^{-4}}{4\pi} (c_{130,i}^2 - (c_{130,i} - 2\pi \times ir_{5,i})^2) w_i \quad (1)$$

with:

- dG ($\text{m}^2\text{ha}^{-1}\text{year}^{-1}$) the mean annual plot basal area increment over 5 years,
- $\frac{1}{5}$ is used to calculate the mean annual plot basal increment as we had growth over a 5 year period and 10^{-4} is used to convert cm^2 to m^2 ,
- $c_{130,i}$ (cm) the circumference at breast height of tree i ,
- $ir_{5,i}$ (cm) the radial increment over 5 years of the tree i obtained with core data,
- w_i ($\text{trees}\cdot\text{ha}^{-1}$) the weight of tree i for 1 hectare (taking into account plot border effects).

The NGA protocol changed during the 6 years considered in this study. Since 2009, “simplified trees” have been introduced to reduce field work. Only species and circumferences were recorded on these trees. To predict the radial increment and height of these trees, we used the prediction of the average growth rate of the measured individual of the same species and same size class (S1 Appendix).

To account for climatic variation across the sampling area we calculated two variables that are known to influence growth (Kunstler *et al.* 2011): the sum of growing degree days (the sum of daily temperatures exceeding 5.56 C, *SGDD*) and the year’s water budget (*WB*). Temperature, precipitation and solar radiation were modelled and mapped for the whole France (Piedallu & Gégout 2008; Bertrand *et al.* 2011; Piedallu *et al.* 2013). The water budget was computed using the maximum soil water capacity estimated for each NGA plot using data from a soil pit (Piedallu *et al.* 2011), potential evapotranspiration (Turc 1961) and precipitation with the Bugmann & Cramer model (Bugmann & Cramer 1998).

III.3.2 The Gini coefficient index for tree size inequality

Several indices have been used to quantify size inequality or size diversity in forest stands (Staudhammer & LeMay 2001; McElhinny *et al.* 2005). Particularly, and partly due to its popularity for the quantification of species diversity, the Shannon entropy index has received much attention and has been mobilized in many studies (Buongiorno *et al.* 1994; Liang *et al.* 2005, 2007; O’Hara, Hasenauer & Kindermann 2007; Lei *et al.* 2009; Gadow *et al.* 2012) However, several authors recently advocated that other indices presents better properties and should be preferred. This is the case for the Gini index which is continuous and more directly related to size hierarchy and thus better linked to asymmetric competition between trees (Valbuena 2015; Cordonnier & Kunstler 2015). In addition, several studies indicated that it performs better in discriminating stands of different diameter distributions (Lexerød & Eid 2006; Valbuena *et al.* 2012). It is therefore a good candidate to address the

effects of stand inequality on stand productivity. In this study, we applied the Gini index to individual tree basal areas.

The equation to compute the Gini index is (Damgaard & Weiner 2000; Duduman 2011; Cordonnier & Kunstler 2015):

$$Gini = 2 \frac{\sum_{i=1}^n ig_i}{nG} - \frac{n+1}{n}$$

where g_i is the basal area of tree i (trees are sorted in ascending order), G the total basal area and n the number of trees.

The Gini coefficient index ranges from 0 (perfect equality, where all values are the same) to 1 (maximum theoretical inequality). In practice the values of Gini indexes observed for the distributions of individual tree basal areas in forest stands of more than 0.25 ha are often between 0.2 and 0.7 (Duduman 2011) (Fig. 12).

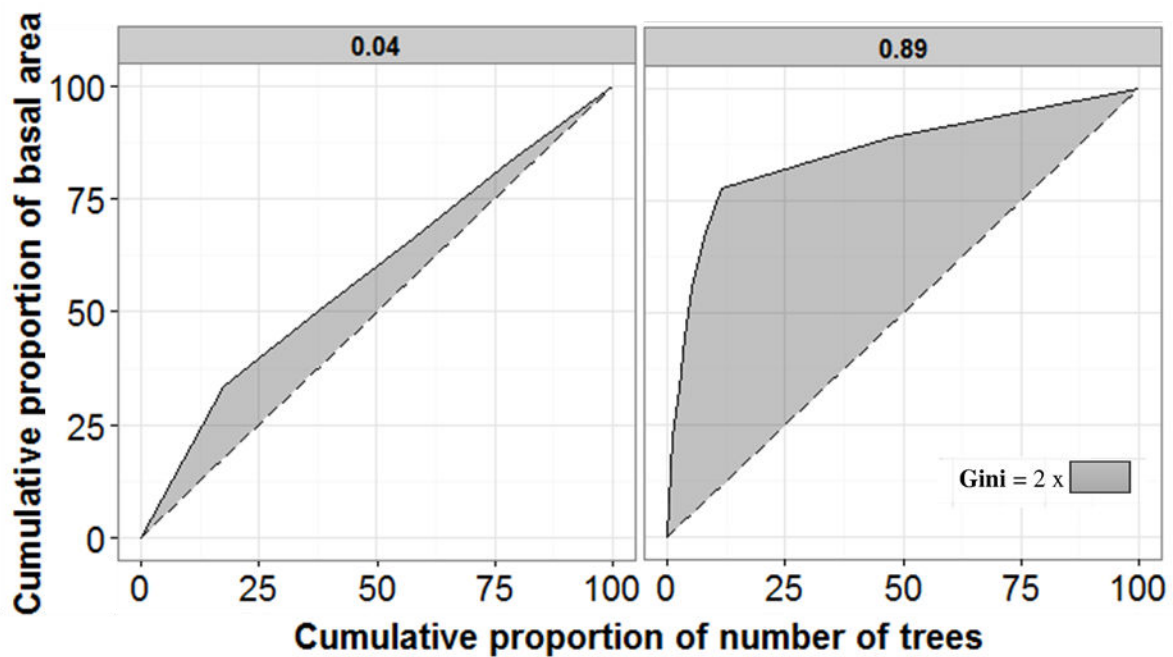


Fig 12. Lorenz curve to calculate the Gini coefficient index for 2 different inventory plots. The Gini coefficient values are presented in the title of each facet. Trees are ranked according to their size (in our case individual tree basal area) in a descending order (according to Valbuena *et al.* (2013)). The dashed lines represent the line of absolute equality.

Tableau 2: Characteristics of the plots for the ten species studied.

Species (Abb ^a)	Nb plots	G (m ²)	Dq (m)	Gini ^b -	Shade tolerance	WB (mm)	SGDD (°C)
Pinus sylvestris (PinSyl)	1142	22.7 (1.1–69.6)	0.22 (0.06–0.62)	0.34 (0–0.75)	1.67	34.3 (0.1–108.1)	1561.3 (589.7–2605.2)
Quercus petraea (QuePet)	1082	23.8 (0.8–84.6)	0.28 (0.08–0.78)	0.39 (0.01–0.82)	2.73	49 (1.3–118.7)	2007.4 (916.4–2602.7)
Quercus robur (QueRob)	870	20 (1.1–63.9)	0.28 (0.09–0.93)	0.40 (0.01–0.82)	2.45	55.3 (10.1–116.4)	1843.7 (1020.9–2864.6)
Pinus pinaster (PinPin)	860	24.7 (0.8–75.3)	0.29 (0.08–0.75)	0.28 (0.02–0.78)	NA	51 (0.2–109.1)	2418.7 (1223.0–3415.4)
Fagus sylvatica (FagSyl)	813	28.2 (0.8–106.8)	0.29 (0.08–1.18)	0.39 (0–0.89)	4.56	46.4 (0.3–129.1)	1455.9 (648.9–2667.8)
Quercus pubescens (QuePub)	667	17.5 (0.9–65.9)	0.18 (0.08–0.65)	0.32 (0–0.76)	2.31	30 (0.1–94.4)	2135.2 (1215.1–3300)
Abies alba (AbiAlb)	421	36.67 (0.9–90.5)	0.30 (0.08–0.66)	0.45 (0.01–0.78)	4.6	48 (0.1–130)	1260.5 (470.1–2135.2)
Pinus halepensis (PinHal)	252	17 (1.1–58.3)	0.23 (0.09–0.48)	0.36 (0–0.73)	1.35	29.1 (0.84–95.4)	2729.6 (2041.8–3499.7)
Picea abies (PicAbi)	232	35.2 (1.1–86.3)	0.30 (0.08–0.66)	0.40 (0–0.75)	4.45	54.1 (0.5–132.7)	1093.5 (444.6–1938.4)
Larix decidua (LarDec)	152	22.5 (1.5–68.3)	0.29 (0.1–0.73)	0.36 (0–0.73)	1.46	37.1 (0.1–90.9)	827.2 (423.2–2415.2)

Mean values are presented in the table with range between parentheses. G: basal area; Dq: quadratic mean diameter; Gini: Gini coefficient; Shade tolerance: based on Niinemets and Valladares (2006); WB: Water budget; SGDD: sum of growing degree days above 5.56°C.

^a Abbreviations used later in the figures for the species names are presented here.

^b The value of 0 as minimum for Gini for certain species are due to very few plots (7 in total) composed of only 2 trees with the same basal area.

III.3.3 Species shade tolerance

To characterize species' shade tolerance we used two different indexes: Ellenberg's indicator values and Niinemets & Valladares' index (Valladares & Niinemets 2008). Ellenberg's indicator ranges from 3 to 9 for woody species and was developed in central Europe to characterize species potential to grow in the understory. Niinemets & Valladares' index

ranges from 1 (very intolerant) to 5 (very tolerant) and is available for 806 temperate tree species in North America and Europe.

III.3.4 Plot productivity analysis

To analyze the effect of tree size inequality on stand production all things being equal, we took into account potential confounding effects caused by the variability of plot structures and environmental conditions in our data set. To this end, we developed a model relating stand production to three stand structural attributes and two environmental variables. We selected total basal area (G) to quantify stand density, mean plot quadratic diameter (Dq) to quantify development stage and the Gini coefficient index ($Gini$) to quantify tree size inequality. Based on previous studies (Assmann 1970; Paquette & Messier 2011) we expected that stand production increases as a convex power function of the plot basal area (an indicator of stand density) and decreases with the plot quadratic mean diameter (an indicator of stand development stage).

Stand production was thus modeled as follows:

$$dG = \alpha G^\beta e^{\gamma Dq} e^{\delta Gini} \quad (2)$$

where α is a linear combination of site effect components such as:

$$\alpha = e^{\alpha_0 + \alpha_1 WB + \alpha_2 SGDD} \quad (3)$$

where WB and $SGDD$ are, respectively, the water budget of the year and the sum of growing degree days above 5.56°C for each plot location.

We quantified the effect of tree size inequality on productivity by the value of parameter δ from eq. 2. A positive value of δ indicates a positive effect of tree size inequality on productivity, and a negative value of δ a negative effect of tree size inequality.

III.3.5 Samsara2

Samsara2 is an individual-based, spatially explicit forest dynamics simulation model. It has been used to simulate the dynamics of uneven-aged forest stands (combining regeneration, growth and mortality) in mixed and uneven-aged mountain forests (Lafond *et al.* 2013). The annual basal area increment of individual trees is modeled as a function of the amount of light they intercept during a growing season. Light interception is calculated in 3D with a ray-tracing algorithm (Courbaud, de Coligny & Cordonnier 2003). Each time a ray crosses the crown of a tree, it loses a fixed proportion of the incident energy captured by the tree. The amount of energy intercepted by a tree, during a growing season, in MJ/yr, depends on the size of its crown and on the size and spatial distribution of its neighbors. The relationship between individual tree basal area increment and intercepted energy is modeled as a convex power function. Parameters estimated from field data (unpublished data) are available for two species out of the ten investigated in our study: Norway spruce (*Picea abies*) and silver fir (*Abies alba*). For European beech (*Fagus sylvatica*), some parameters used in Samsara2 were the same as for silver fir because of missing data, but a specific calibration for beech was made for architecture allometries (equations linking height, crown dimensions and aboveground volume to diameter). We used the number of trees per diameter class of each NGA plot to build corresponding initial 1-ha simulation stands (edge effects are managed

with a torus). We simulated plot growth over a 10-year period. We calculated plot productivity using two different metrics: first, as the sum of individual tree basal area increments (similar to the NGA) and second, as the sum of individual aboveground volume increments, using the equations developed by Vallet *et al.* (2006). We used the simulated light intercepted by each tree to calculate light interception efficiency (LIE) at the plot scale (ratio between intercepted energy and incident energy above canopy). We then calculated light use efficiency (LUE) as the ratio between plot productivity (basal area increment only) and intercepted energy.

III.3.6 Statistical analysis

We conducted all statistical analyses using the R open-source software (Version 3.1, R Core Team). To calibrate our production models on NGA data, we performed linear regressions (lm function) using the log-transformed version of the model for each species. The log transformation of growth data has been applied in many studies (Wykoff 1990; Monserud & Sterba 1996; Pokharel & Dech 2012) due to classic log-normal distribution of basal area increments and is well suited for multiplicative errors structure, but provide poor fit if the underlying error structure is additive (Xiao *et al.* 2011). In our study, the use of the log-transformation is justified as log-transformed models with a multiplicative error (lm function in R) performed better than non-linear ones (nls function in R) (S2 Appendix). With the full model, we tested all variables systematically and kept only variables with a significance level below 5% (p -value < 0.05). In addition, we compared a model with the Gini index and a model without the Gini index using the Akaike information criterion (AIC) (Burnham 2004) to evaluate strength of support of this variable. We tested its significance with a log-likelihood ratio test between the two nested models. We assessed normality and heteroscedasticity visually using normal Q-Q plots and plots of residuals vs. predicted. We analyzed the data produced by Samsara2 using model (2), but we considered the parameter α as a constant because no site variability was included in Samsara2 ($\alpha_1 = \alpha_2 = 0$). Based on a preliminary exploration of LIE and LUE, we found that the same relationship (eqs. 4 and 5) adequately explained the variation of LIE and LUE (including G, Dq and the Gini index). LUE is the ratio between productivity and the total light interception of a stand (Eq. 5).

$$LIE = \alpha_l G^{\beta_l} e^{\gamma_l Dq} e^{\delta_l Gini} \quad (4)$$

$$LUE = \frac{dG}{LIE} = \alpha_U G^{\beta_U} e^{\gamma_U Dq} e^{\delta_U Gini} \quad (5)$$

We centered and standardized all variables to facilitate the comparison of their effects on productivity, LUE and LIE.

III.4 Results

First, in accordance with our hypothesis, for all species we observed a positive effect of stock (basal area) ($0.39 < \beta < 0.70$) and a negative effect of development stage (mean quadratic diameter) ($-0.78 < \gamma < -0.37$) on productivity.

III.4.1 Effect of tree size inequality and functional characteristics on stand production

We found a significant negative effect of the Gini coefficient (parameter δ , see eq.2; based on a log-likelihood ratio test) indicating a negative effect of tree size inequality on plot productivity, for seven out of the ten species studied (Fig 13a). This was confirmed by an AIC comparison between the models with or without the Gini coefficient (not shown). However, we observed no effect of tree size inequality on the productivity of *Quercus pubescens*, *Larix decidua* and *Picea abies*. At the other extreme, *Pinus pinaster* showed a stronger sensitivity to tree size inequality ($\delta = -0.21 \pm 0.02$) than the other species (delta between -0.12 and -0.07 for the six other species). We found no clear effect of shade tolerance indices on the magnitude of parameter δ (Fig 13b).

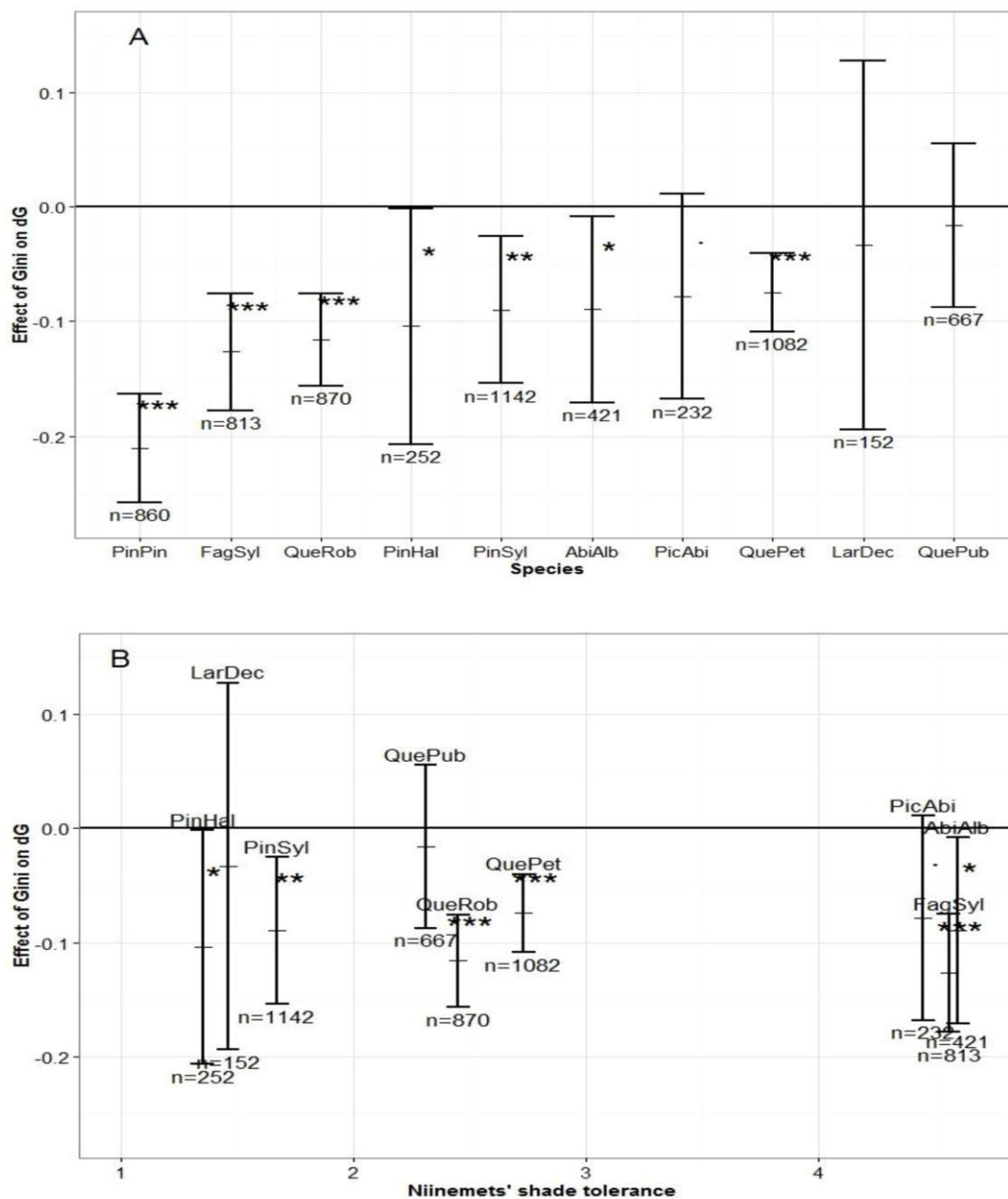


Figure 13 : Effect of Gini coefficient (δ from Eq. 2) on productivity (dG). The results are presented according to species sensitivity to size heterogeneity (A) or to their shade tolerance (B). Pinus Pinaster was removed from (B) because there is no shade tolerance value in Niinemets & Valladeres (2006). Levels of significance are indicated on the graph based on a log-likelihood ratio test: (.) p-value <0.1, (*)<0.05, (**)<0.01, (***)<0.001. p-values are available in S3 Appendix for all variables.

III.4.2 Effect of tree size inequality on LUE and LIE

Results based on Samasara2 simulations confirmed the negative effect of tree size inequality on the productivity of pure stands of *Abies alba*, *Fagus sylvatica* and *Picea abies* (Fig. 14). The values obtained for parameter δ were consistently lower than those obtained with FNGA data for the three species considered: European beech ($\delta_{\text{FNGA}} = -0.13$ and $\delta_{\text{Samasara2}} = -0.26$), Norway spruce ($\delta_{\text{FNGA}} = -0.08$ and $\delta_{\text{Samasara2}} = -0.28$) and silver fir ($\delta_{\text{FNGA}} = -0.09$ and $\delta_{\text{Samasara2}} = -0.32$). The volume increment was more negatively impacted by tree size inequality than the basal area increment. This difference was less pronounced for European beech ($\delta_{\text{dG}} = -0.26$ and $\delta_{\text{dV}} = -0.42$) than for the two conifer species ($\delta_{\text{dG}} = -0.28$ and $\delta_{\text{dV}} = -0.57$ for Norway spruce and $\delta_{\text{dG}} = -0.32$ and $\delta_{\text{dV}} = -0.56$ for silver fir). Tree size inequality had a negative effect on both LUE and LIE for the three species we studied (Fig. 14). More specifically, tree size inequality impacted LUE and LIE with the same magnitude as for Norway spruce ($\delta_{\text{LIE}} = -0.26$ and $\delta_{\text{LUE}} = -0.27$), whereas it had a more negative effect on LUE than LIE for European beech and silver fir ($\delta_{\text{LIE}} = -0.16$ and $\delta_{\text{LUE}} = -0.28$ for European beech and $\delta_{\text{LIE}} = -0.21$ and $\delta_{\text{LUE}} = -0.34$ for silver fir). The negative effect of tree size inequality on productivity appeared related to both a decrease in total light interception and a decrease in the conversion of light into basal area increment and volume.

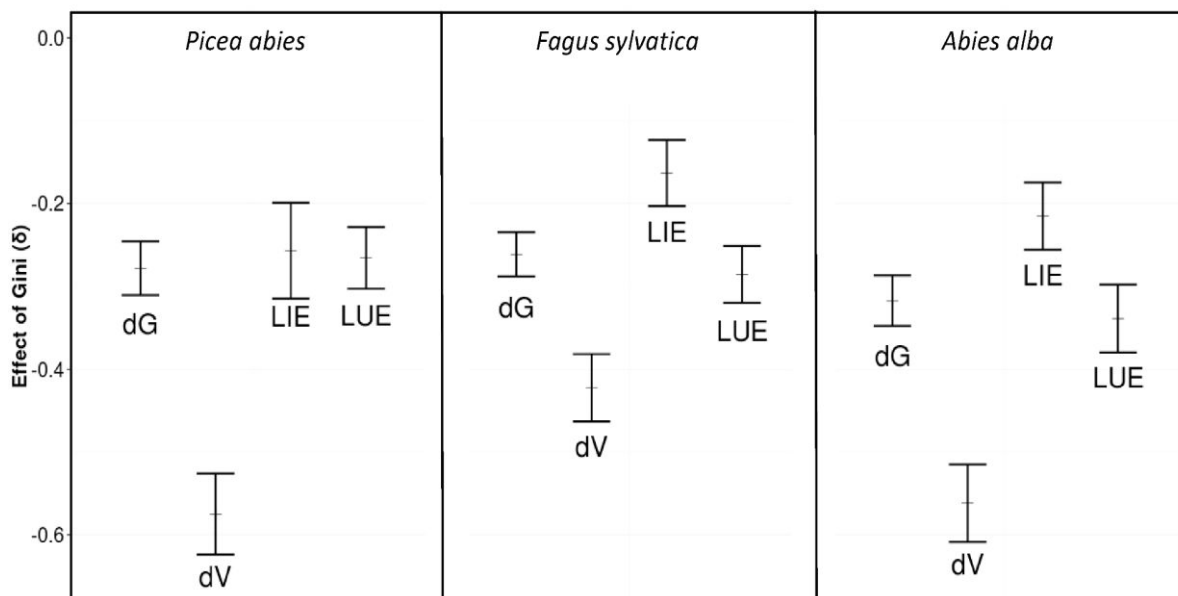


Figure 14 : Results from Samasara2 simulations. Production in basal area (dG/dt), production in volume (dV/dt), total light interception (LIE), and light conversion rate (LUE) for *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Abies alba*. Error bars indicate the confidence interval of δ for each variable represented.

III.5 Discussion

III.5.1 A consistent effect of tree size inequality

We found that plots with low levels of tree size inequality were generally more productive than plots with high levels of tree size inequality. This effect was significant for seven out of the ten species studied; it is the first time such result is confirmed on a large set of species. For the three other species (*Quercus pubescens*, *Larix decidua* and *Picea abies*), although not significant, the trend also leaned toward a negative effect of tree size inequality on productivity. These results are consistent with the ones from Cordonnier and Kunstler (Cordonnier & Kunstler 2015), who showed a negative effect of tree size inequality for two species (*Fagus sylvatica* and *Abies alba*) using a model scaling up individual level growth and competition to the stand scale. Using a density-dependent matrix model for two coniferous species (Liang *et al.* 2005) or studying natural conifer stands of western North America (Liang *et al.* 2007), Liang *et al.* also found a negative effect of tree-size diversity on respectively diameter growth and recruitment in their model and net basal area growth in natural stands. Our results also extend results from Ryan *et al.* (Ryan *et al.* 2010) on Eucalyptus plantations in Brazil to more tolerant species. Finally, they are also compatible with the results reported by Long & Shaw (Long & Shaw 2010), who found no effect of tree size inequality on the growth of stands dominated by *Pinus ponderosa* with various combinations of compositional and structural diversity because the productivity of some species appeared to be poorly driven by tree size inequality in our study.

III.5.2 Reconsidering the role of shade tolerance

Based on the study reported by Cordonnier and Kunstler (Cordonnier & Kunstler 2015), we hypothesized that the relationship between stand productivity and tree size inequality would be related to species shade tolerance, with more tolerant species less sensitive to asymmetric competition and thus less sensitive to tree size inequality at the stand scale. However, we found no correlations between species shade tolerance indexes and the effect of tree size inequality on production. A potential explanation for this is a positive correlation between species shade tolerance and species ability to intercept light that could cancel out the effect of shade tolerance in monospecific stands. Indeed, although shade-tolerant species might grow more efficiently at low light levels than shade-intolerant species, they could also intercept more light in the upper strata, leading to poor light conditions in the understory. Positive relationships between interception efficiency and shade tolerance have been reported by Niinemets (Niinemets 2010). Shade-intolerant (deciduous or coniferous) species were also shown to transmit more light than shade-tolerant tree species (Messier, Parent & Bergeron 1998a), but this result cannot be generalized and seems dependent on species identity. Other species' characteristics may explain the variations observed in response to tree size inequality between species. For instance, species self-tolerance, a concept introduced by Zeide (1985) for even-aged stands, indicates to what degree a species enforces self-thinning for a given increase in diameter and is related to a species' lateral canopy expansion ability. Pretzsch (Pretzsch 2010) showed that low self-tolerance was synonymous with severe intraspecific competition due to high lateral canopy expansion. Such low self-tolerance could partly explain why European beech, a species characterized by both high shade tolerance and high canopy expansion, develops poor stratification in pure

dense stands. Lastly, the four species for which we found no or little effect of tree size inequality (*Quercus pubescens*, *Larix decidua*, *Picea abies* and *Pinus halepensis*) are mainly restricted to harsh conditions (high elevations or xeric conditions), where facilitation processes such as water uplift or nursery effect (Callaway 1995) may be more frequent and thus cancel out the importance of size-asymmetric competition.

III.5.3 Tree size inequality, LUE and LIE

In a simulation that modeled only light competition, we found a negative effect of size asymmetry on productivity on both basal area and volume increment. For the two conifer species, the effect on the volume was almost twice the effect on the basal area, whereas the European beech was less impacted, perhaps due to a difference in crown architecture. Competition for light and asymmetric competition therefore appear crucial to explaining the negative effect of the Gini index in the NGA data. This negative effect of size asymmetry was due to both reduced LUE and reduced LIE in size-structured stands. Both effects were of the same magnitude. To understand the effect of the Gini index, one can consider that among stands of comparable basal area and mean diameter, an increase of the Gini coefficient results in greater diameters between the biggest and smallest trees. Because tree canopy diameter and depth generally reach an asymptote with tree size, numerous studies have shown that LIE also reaches an asymptote with tree size (Campoe *et al.* 2013a; b; le Maire *et al.* 2013; Gspaltl *et al.* 2013; Onoda *et al.* 2014). A negative effect of the Gini coefficient on LIE can therefore be interpreted as follows: a gain in light interception by bigger trees is unlikely to compensate the loss of interception by smaller trees. A decrease of LUE with tree size inequality appears more surprising. The literature on variation of LUE with tree size is limited; most papers support an increase in LUE as tree size increases (Binkley *et al.* 2010; Campoe *et al.* 2013a; b; le Maire *et al.* 2013; Gspaltl *et al.* 2013), but a reduction of LUE with size has already been reported at the tree scale (Onoda *et al.* 2014). This can be related to the fact that large individuals are mainly in high light conditions where an increase of light only slightly improves their growth, whereas small individuals are in low light conditions where supplementary light has a strong effect on growth. An alternative explanation may also be that large individuals are often older and can suffer from physiological limitations of their LUE due to aging, whereas small trees are usually younger.

A last interesting point emerges from the simulation with Samsara2. The model simulation showed a greater effect of the Gini coefficient index on productivity than the effect observed in NGA data. This could indicate that other competitive mechanisms, less affected by size asymmetry than competition for light, could be important in the natural ecosystem and could explain why the tree size inequality effect appears smaller than the effect predicted using a model based only on light competition.

III.5.4 Perspectives

The effect of tree size inequality on forest productivity was studied here in monospecific stands. In mixed-species stands, it is widely believed that there is a potentially positive effect of the differences of species' shade tolerance within a stand on its productivity (Kelty *et al.* 1992; Pretzsch 2005a; Morin *et al.* 2011). Most studies demonstrated higher productivity levels in mixtures with stratified canopies (the intolerant species occupying the higher stratum) compared to monocultures (Kelty *et al.* 1992). Studying mixtures of *Picea abies* and *Abies alba*, Forrester & Albrecht (2014) showed a complementarity effect associated with

increases in both LIE and LUE. Morin et al. (2011) demonstrated a positive effect of species diversity on productivity through an increase in shade tolerance diversity. They also found higher size heterogeneity in more productive forests. The latter results indicate that tree size inequality may have different consequences on ecosystem functioning in pure vs. mixed forests, calling for better theoretical and mechanistic understanding of the tree size inequality–productivity relationships in mixed forests. It is important to note that our study does not conclude that high levels of tree size inequality should be avoided in production forests. Other studies based on more dynamical perspectives and integrating management actions proved that high tree size inequality is not incompatible with high wood production and economic returns (Buongiorno *et al.* 1994; Lafond *et al.* 2015). In other respects, tree size inequality has been shown to be beneficial to several important components of biodiversity of forest ecosystems such as understory vegetation cover and composition, bird diversity and forest regeneration (Buongiorno *et al.* 1994; Bagnaresi *et al.* 2002; Király & Ódor 2010). The integration of all these components to find an optimal balance between ecosystem services in the long-term is still an avenue of research.

III.6 Acknowledgments

We thank Patrick Vallet for his collaboration on testing the potential bias associated to the NGA protocol and Linda Northrup for English improvements on the manuscript.

III.7 Data accessibility

The 2006 to 2010 annual French NGA datasets used in this paper are available online at <http://inventaire-forestier.ign.fr/spip/> (third party data).

III.8 References

- Anten, N.P.R. & Hirose, T. (1999) Interspecific differences in above-ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall-grass meadow. *Journal of Ecology*, **87**, 583–597.
- Assmann, E. (1970) The principles of forest yield study. Studies in the organic production, structure, increment and yield of forest stands. *The principles of forest yield study. Studies in the organic production, structure, increment and yield of forest stands.*, 506.
- Attiwill, P.M. (1994) The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, **63**, 247–300.
- Baeten, L., Verheyen, K., Wirth, C., Bruelheide, H., Bussotti, F., Finér, L., Jaroszewicz, B., Selvi, F., Valladares, F., Allan, E., Ampoorter, E., Auge, H., Avăcăriei, D., Barbaro, L., Bărnoaiea, I., Bastias, C.C., Bauhus, J., Beinhoff, C., Benavides, R., Benneter, A., Berger, S., Berthold, F., Boberg, J., Bonal, D., Brüggemann, W., Carnol, M., Castagneyrol, B., Charbonnier, Y., Chečko, E., Coomes, D., Coppi, A., Dalmaris, E., Dănilă, G., Dawud, S.M., de Vries, W., De Wandeler, H., Deconchat, M., Domisch, T., Duduman, G., Fischer, M., Fotelli, M., Gessler, A., Gimeno, T.E., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Hantsch, L., Hättenschwiler, S., Hector, A., Hermy, M., Holland, V., Jactel, H., Joly, F.-X., Jucker, T., Kolb, S., Koricheva, J., Lexer, M.J., Liebergesell, M., Milligan, H., Müller, S., Muys, B., Nguyen, D., Nichiforel, L., Pollastrini, M., Proulx, R., Rabasa, S., Radoglou, K., Ratcliffe, S., Raulund-Rasmussen, K., Seiferling, I., Stenlid, J., Vesterdal, L., von Wilpert, K., Zavala, M. a., Zielinski, D. & Scherer-Lorenzen, M. (2013) A novel comparative research platform designed to determine the functional significance of tree species diversity in European forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **15**, 281–291.
- Bagnaresi, U., Giannini, R., Grassi, G., Minotta, G., Paffetti, D., Prato, E.P. & Placidi, a. M.P. (2002) Stand structure and biodiversity in mixed, uneven-aged coniferous forests in the eastern Alps. *Forestry*, **75**, 357–364.
- BAI, Y., WU, J., PAN, Q., HUANG, J., WANG, Q., LI, F., BUYANTUYEV, A. & HAN, X. (2007) Positive linear relationship between productivity and diversity: evidence from the Eurasian Steppe. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 1023–1034.
- Battaglia, M. & Sands, P.J. (1998) Process-based forest productivity models and their application in forest management. *Forest Ecology and Management*, **102**, 13–32.
- Belote, R.T., Prisley, S., Jones, R.H., Fitzpatrick, M. & de Beurs, K. (2011) Forest productivity and tree diversity relationships depend on ecological context within mid-Atlantic and Appalachian forests (USA). *Forest Ecology and Management*, **261**, 1315–1324.
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C. & Gégout, J.-C. (2011) Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, **479**, 517–520.
- Bielak, K., Dudzińska, M. & Pretzsch, H. (2014) Mixed stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst] can be more productive than monocultures. Evidence from over 100 years of observation of long-term experiments. *Forest Systems*, **23**, 573.
- Biging, G.S. & Dobbertin, M. (1992) A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. *Forest science*.
- Binkley, D., Campoe, O.C., Gspaltl, M., Forrester, D.I., Camargo, O., Gspaltl, M., Forrester, D.I., Campoe, O.C., Gspaltl, M. & Forrester, D.I. (2013) Light absorption and use efficiency in forests: Why patterns differ for trees and stands. *Forest Ecology and Management*, **288**, 5–13.
- Binkley, D., Stape, J.L., Bauerle, W.L. & Ryan, M.G. (2010) Explaining growth of individual

- trees: Light interception and efficiency of light use by Eucalyptus at four sites in Brazil. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1704–1713.
- Binkley, D., Stape, J.L. & Ryan, M.G. (2004) Thinking about efficiency of resource use in forests. *Forest Ecology and Management*, **193**, 5–16.
- De Boeck, H.J., Nijs, I., Lemmens, C.M.H.M. & Ceulemans, R. (2006) Underlying effects of spatial aggregation (clumping) in relationships between plant diversity and resource uptake. *Oikos*, **113**, 269–278.
- Bourdier, T., Cordonnier, T., Kunstler, G., Piedallu, C., Lagarrigues, G. & Courbaud, B. (2016) Tree Size Inequality Reduces Forest Productivity: An Analysis Combining Inventory Data for Ten European Species and a Light Competition Model (ed D Gomory). *PLOS ONE*, **11**, e0151852.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. (2008) Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, **96**, 18–34.
- Brunner, A. & Nigh, G. (2000) Light absorption and bole volume growth of individual Douglas-fir trees. *Tree physiology*, **20**, 323–332.
- Bugmann, H. & Cramer, W. (1998) Improving the behaviour of forest gap models along drought gradients. *Forest Ecology and Management*, **103**, 247–263.
- Buongiorno, J., Dahir, S., Lu, H.-C. & Lin, C.-R. (1994) Tree Size Diversity and Economic Returns in Uneven-Aged Forest Stands. *Forest science*, **40**, 83–103.
- Burnham, K.P. (2004) Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research*, **33**, 261–304.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotchnick, N. (2011) Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1079–1087.
- Callaway, R.M. (1995) Positive interactions among plants. *Botanical Review*, **61**, 306–349.
- Campoe, O.C., Stape, J.L., Albaugh, T.J., Lee Allen, H., Fox, T.R., Rubilar, R. & Binkley, D. (2013a) Fertilization and irrigation effects on tree level aboveground net primary production, light interception and light use efficiency in a loblolly pine plantation. *Forest Ecology and Management*, **288**, 43–48.
- Campoe, O.C., Stape, J.L., Nouvellon, Y., Laclau, J.-P., Bauerle, W.L., Binkley, D. & Le Maire, G. (2013b) Stem production, light absorption and light use efficiency between dominant and non-dominant trees of Eucalyptus grandis across a productivity gradient in Brazil. *Forest Ecology and Management*, **288**, 14–20.
- Canham, C.D. (1989) Different Responses to Gaps Among Shade-Tolerant Tree Species. *Ecology*, **70**, 548–550.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D. a, Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S. & Naeem, S. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, **486**, 59–67.
- Cardinale, B.J., Matulich, K.L., Hooper, D.U., Byrnes, J.E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O'Connor, M.I. & Gonzalez, A. (2011) The functional role of producer diversity in ecosystems. *American journal of botany*, **98**, 572–92.
- Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Duffy, J.E., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M. & Jouseau, C. (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, **443**, 989–92.
- Caspersen, J.P. & Pacala, S.W. (2001) Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research*, **16**, 895–903.

- Caspersen, J.P., Vanderwel, M.C., Cole, W.G. & Purves, D.W. (2011) How stand productivity results from size- and competition-dependent growth and mortality. *PLoS one*, **6**, e28660.
- Chapin, F.S., Matson, P. a & Mooney, H. a. (2002) *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*.
- Chen, H. & Klinka, K. (2003) Are mixed-species stands more productive than single-species stands: an empirical test of three forest types in British Columbia and Alberta. *Canadian journal of forest R*, **33**, 1227–1237.
- Chisholm, R.A., Muller-Landau, H.C., Abdul Rahman, K., Bebber, D.P., Bin, Y., Bohlman, S.A., Bourg, N.A., Brinks, J., Bunyavejchewin, S., Butt, N., Cao, H., Cao, M., Cárdenas, D., Chang, L.W., Chiang, J.M., Chuyong, G., Condit, R., Dattaraja, H.S., Davies, S., Duque, A., Fletcher, C., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Hao, Z., Harrison, R.D., Howe, R., Hsieh, C.F., Hubbell, S.P., Itoh, A., Kenfack, D., Kiratiprayoon, S., Larson, A.J., Lian, J., Lin, D., Liu, H., Lutz, J.A., Ma, K., Malhi, Y., McMahon, S., Mcshea, W., Meegaskumbura, M., Mohd. Razman, S., Morecroft, M.D., Nytech, C.J., Oliveira, A., Parker, G.G., Pulla, S., Punchi-Manage, R., Romero-Saltos, H., Sang, W., Schurman, J., Su, S.H., Sukumar, R., Sun, I.F., Suresh, H.S., Tan, S., Thomas, D., Thomas, S., Thompson, J., Valencia, R., Wolf, A., Yap, S., Ye, W., Yuan, Z. & Zimmerman, J.K. (2013) Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests (ed D Coomes). *Journal of Ecology*, **101**, 1214–1224.
- Condés, S., Del Rio, M. & Sterba, H. (2013) Mixing effect on volume growth of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* is modulated by stand density. *Forest Ecology and Management*, **292**, 86–95.
- Cordonnier, T. & Kunstler, G. (2015) The Gini index brings asymmetric competition to light. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **17**, 1–9.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P. & van den Belt, M. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387**, 253–260.
- Courbaud, B., de Coligny, F. & Cordonnier, T. (2003) Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agricultural and Forest Meteorology*, **116**, 1–18.
- Courbaud, B., Lafond, V., Lagarrigues, G., Vieilledent, G., Cordonnier, T., Jabot, F. & de Coligny, F. (2015) Applying ecological model evaluation: Lessons learned with the forest dynamics model Samsara2. *Ecological Modelling*, **314**, 1–14.
- Dagum, C. (1997) A new approach to the decomposition of the Gini income inequality ratio. *Empirical Economics*, **22**, 515–531.
- Damgaard, C. & Weiner, J. (2000) DESCRIBING INEQUALITY IN PLANT SIZE OR FECUNDITY. *Ecology*, **81**, 1139–1142.
- Dănescu, A., Albrecht, A.T. & Bauhus, J. (2016) Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. *Oecologia*, **4**, 319–341.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646–655.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, T.M. (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 20684–20689.
- Duduman, G. (2011) A forest management planning tool to create highly diverse uneven-aged stands. *Forestry*, **84**, 301–314.
- Duncker, P.S., Raulund-Rasmussen, K., Gundersen, P., Katzensteiner, K., De Jong, J., Ravn,

- H.P., Smith, M., Eckmüllner, O. & Spiecker, H. (2012) How Forest Management affects Ecosystem Services, including Timber Production and Economic Return: Synergies and Trade-Offs. *Ecology and Society*, **17**, art50.
- Fahey, R.T., Fotis, A.T. & Woods, K.D. (2015) Quantifying canopy complexity and effects on productivity and resilience in late-successional hemlock–hardwood forests. *Ecological Applications*, **25**, 834–847.
- Fichtner, A., Forrester, D.I., Härdtle, W., Sturm, K. & von Oheimb, G. (2015) Facilitative-Competitive Interactions in an Old-Growth Forest: The Importance of Large-Diameter Trees as Benefactors and Stimulators for Forest Community Assembly (ed KO Reinhart). *PLOS ONE*, **10**, e0120335.
- Forrester, D.I. (2013) The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *Forest Ecology and Management*, **312**, 282–292.
- Forrester, D.I. & Albrecht, A.T. (2014) Light absorption and light-use efficiency in mixtures of *Abies alba* and *Picea abies* along a productivity gradient. *Forest Ecology and Management*, **328**, 94–102.
- Forrester, D.I. & Bauhus, J. (2016) A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. *Current Forestry Reports*, 45–61.
- Forrester, D.I., Collopy, J.J., Beadle, C.L. & Baker, T.G. (2013) Effect of thinning, pruning and nitrogen fertiliser application on light interception and light-use efficiency in a young *Eucalyptus nitens* plantation. *Forest Ecology and Management*, **288**, 21–30.
- Forrester, D.I. & Tang, X. (2015) Analysing the spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests and the effects of stand density using the 3-PG model. *Ecological Modelling*, **319**, 233–254.
- Gadow, K., Zhang, C.Y., Wehenkel, C., Pommerening, A., Corral-rivas, J., Korol, M., Myklush, S., Hui, G.Y., Kiviste, A. & Zhao, X.H. (2012) *Continuous Cover Forestry* (eds T Pukkala and K von Gadow). Springer Netherlands, Dordrecht.
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, C.D., Mikusiński, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F., Moen, J. & Bengtsson, J. (2013) Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, **4**, 1340.
- Gao, T., Hedblom, M., Emilsson, T. & Nielsen, A.B. (2014) The role of forest stand structure as biodiversity indicator. *Forest Ecology and Management*, **330**, 82–93.
- Geber, M.A. (1989) Interplay of Morphology and Development on Size Inequality: A *Polygonum* Greenhouse Study. *Ecological Monographs*, **59**, 267–288.
- Gove, J.H., Patil, G.P. & Taillie, C. (1995) A mathematical programming model for maintaining structural diversity in uneven-aged forest stands with implications to other formulations. *Ecological Modelling*, **79**, 11–19.
- Grace, J.B., Anderson, T.M., Seabloom, E.W., Borer, E.T., Adler, P.B., Harpole, W.S., Hautier, Y., Hillebrand, H., Lind, E.M., Pärtel, M., Bakker, J.D., Buckley, Y.M., Crawley, M.J., Damschen, E.I., Davies, K.F., Fay, P.A., Firn, J., Gruner, D.S., Hector, A., Knops, J.M.H., MacDougall, A.S., Melbourne, B.A., Morgan, J.W., Orrock, J.L., Prober, S.M. & Smith, M.D. (2016) Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature*, 1–10.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. & Messier, C. (2010) Shade tolerance, canopy gaps and mechanisms of coexistence of forest trees. *Oikos*, **119**, 475–484.
- Gspaltl, M., Bauerle, W., Binkley, D. & Sterba, H. (2013) Leaf area and light use efficiency patterns of Norway spruce under different thinning regimes and age classes. *Forest ecology and management*, **288**, 49–59.

- Gu, L., Baldocchi, D.D., Wofsy, S.C., Munger, J.W., Michalsky, J.J., Urbanski, S.P. & Boden, T.A. (2003) Response of a deciduous forest to the Mount Pinatubo eruption: enhanced photosynthesis. *Science (New York, N.Y.)*, **299**, 2035–2038.
- Guo, Z.-W., Li, H.-C. & Gan, Y.-L. (2006) Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) biodiversity and grassland ecosystems. *Insect Science*, **13**, 221–227.
- Hantsch, L., Bien, S., Radatz, S., Braun, U., Auge, H. & Bruelheide, H. (2014) Tree diversity and the role of non-host neighbour tree species in reducing fungal pathogen infestation (ed P Thrall). *Journal of Ecology*, **102**, 1673–1687.
- Hardiman, B., Bohrer, G., Gough, C. & Curtis, P. (2013) Canopy Structural Changes Following Widespread Mortality of Canopy Dominant Trees. *Forests*, **4**, 537–552.
- Hardiman, B.S., Bohrer, G., Gough, C.M., Vogel, C.S. & Curtisi, P.S. (2011) The role of canopy structural complexity in wood net primary production of a maturing northern deciduous forest. *Ecology*, **92**, 1818–27.
- Hector, A. (1999) Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science*, **286**, 1123–1127.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P.W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C.P.H., O'Donovan, G., Otway, S.J., Pereira, J.S., Prinz, A., Read, D.J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E.-D., Siamantziouras, A.-S.D., Spehn, E.M., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Woodward, F.I., Yachi, S. & Lawton, J.H. (1999) Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, **286**, 1123–1127.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A. (2005) EFFECTS OF BIODIVERSITY ON ECOSYSTEM FUNCTIONING: A CONSENSUS OF CURRENT KNOWLEDGE. *Ecological Monographs*, **75**, 3–35.
- Huston, M.A. (1997) Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, **110**, 449–460.
- Huston, M.A. (2000) No Consistent Effect of Plant Diversity on Productivity. *Science*, **289**, 1255a–1255.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B.J., Zavaleta, E.S. & Loreau, M. (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, **477**, 199–202.
- Ishii, H., Azuma, W. & Nabeshima, E. (2013) The need for a canopy perspective to understand the importance of phenotypic plasticity for promoting species coexistence and light-use complementarity in forest ecosystems. *Ecological Research*, **28**, 191–198.
- Jacob, M., Leuschner, C. & Thomas, F.M. (2010) Productivity of temperate broad-leaved forest stands differing in tree species diversity. *Annals of Forest Science*, **67**, 503–503.
- Jactel, H. & Brockerhoff, E.G. (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology letters*, **10**, 835–48.
- Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D. & Coomes, D.A. (2014) Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes (ed J Knops). *Ecology Letters*, **17**, 1560–1569.
- Jucker, T., Bouriaud, O. & Coomes, D.A. (2015) Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests (ed J Baltzer). *Functional Ecology*, **29**, 1078–1086.
- Kelty, M.J., Larson, B.C. & Oliver, C.D. (1992) *The Ecology and Silviculture of Mixed-Species Forests*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- King, D.A. (1991) Correlations Between Biomass Allocation, Relative Growth Rate and Light Environment in Tropical Forest Saplings. *Functional Ecology*, **5**, 485.
- Király, I. & Ódor, P. (2010) The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous–coniferous forests of Western Hungary. *Biological Conservation*, **143**, 2063–2069.
- Kirwan, L., Lüscher, A., Sebastià, M.T., Finn, J.A., Collins, R.P., Porqueddu, C., Helgadottir, A., Baadshaug, O.H., Brophy, C., Coran, C., Dalmannsdottir, S., Delgado, I., Elgersma, A., Fothergill, M., Frankow-Lindberg, B.E., Golinski, P., Grieu, P., Gustavsson, A.M., Höglind, M., Huguenin-Elie, O., Iliadis, C., Jorgensen, M., Kadziuliene, Z., Karyotis, T., Lunnan, T., Malengier, M., Maltoni, S., Meyer, V., Nyfeler, D., Nykanen-Kurki, P., Parente, J., Smit, H.J., Thumm, U. & Connolly, J. (2007) Evenness drives consistent diversity effects in intensive grassland systems across 28 European sites. *Journal of Ecology*, **95**, 530–539.
- Klopcic, M. & Boncina, a. (2011) Stand dynamics of silver fir (*Abies alba* Mill.)–European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests during the past century: a decline of silver fir? *Forestry*, **84**, 259–271.
- Knox, R., Peet, R. & Christensen, N. (1989) Population dynamics in loblolly pine stands: changes in skewness and size inequality. *Ecology*.
- Kohyama, T. & Takada, T. (2009) The stratification theory for plant coexistence promoted by one-sided competition. *Journal of Ecology*, **97**, 463–471.
- Kunstler, G., Albert, C.H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E. & Coomes, D. a. (2011) Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *Journal of Ecology*, **99**, 300–312.
- Lafond, V., Cordonnier, T. & Courbaud, B. (2015) Reconciling Biodiversity Conservation and Timber Production in Mixed Uneven-Aged Mountain Forests: Identification of Ecological Intensification Pathways. *Environmental Management*, 1118–1133.
- Lafond, V., Lagarrigues, G., Cordonnier, T. & Courbaud, B. (2013) Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Annals of Forest Science*, **71**, 173–186.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**, 299–305.
- Lan, G., Getzin, S., Wiegand, T., Hu, Y., Xie, G., Zhu, H. & Cao, M. (2012) Spatial Distribution and Interspecific Associations of Tree Species in a Tropical Seasonal Rain Forest of China (ed EP White). *PLoS ONE*, **7**, e46074.
- Lang, A.C., Härdtle, W., Bruelheide, H., Kröber, W., Schröter, M., von Wehrden, H. & von Oheimb, G. (2011) Horizontal, but not vertical canopy structure is related to stand functional diversity in a subtropical slope forest. *Ecological Research*, **27**, 181–189.
- Lanta, V. & Lepš, J. (2005) Effect of functional group richness and species richness in manipulated productivity–diversity studies: a glasshouse pot experiment.
- Laurans, M., Hérault, B., Vieilledent, G. & Vincent, G. (2014) Vertical stratification reduces competition for light in dense tropical forests. *Forest Ecology and Management*, **329**, 79–88.
- Lei, X., Wang, W. & Peng, C. (2009) Relationships between stand growth and structural diversity in spruce-dominated forests in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, **39**, 1835–1847.
- Lexerød, N.L. & Eid, T. (2006) An evaluation of different diameter diversity indices based on criteria related to forest management planning. *Forest Ecology and Management*, **222**, 17–28.
- Liang, J., Buongiorno, J. & Monserud, R. a. (2005) Growth and yield of all-aged Douglas-fir

- western hemlock forest stands: a matrix model with stand diversity effects. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 2368–2381.
- Liang, J., Buongiorno, J., Monserud, R. a., Kruger, E.L. & Zhou, M. (2007) Effects of diversity of tree species and size on forest basal area growth, recruitment, and mortality. *Forest Ecology and Management*, **243**, 116–127.
- Ligot, G., Ameztegui, A., Courbaud, B., Coll, L. & Kneeshaw, D. (2016) Tree light capture and spatial variability of understory light increase with species mixing and tree size heterogeneity. *Canadian Journal of Forest Research*, **46**, 968–977.
- Long, J.N. & Shaw, J.D. (2010) The influence of compositional and structural diversity on forest productivity. *Forestry*, **83**, 121–128.
- Loreau, M. (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, **91**, 3–17.
- Loreau, M. & Hector, A. (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, **412**, 72–76.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, a, Hooper, D.U., Huston, M. a, Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D. a. (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science (New York, N.Y.)*, **294**, 804–8.
- Lu, H., Mohren, G.M.J., den Ouden, J., Goudiaby, V. & Sterck, F.J. (2016) Overyielding of temperate mixed forests occurs in evergreen–deciduous but not in deciduous–deciduous species mixtures over time in the Netherlands. *Forest Ecology and Management*, **376**, 321–332.
- De Lucia, E.H., Drake, J.E., Thomas, R.B. & Gonzalez-Meler, M. (2007) Forest carbon use efficiency: Is respiration a constant fraction of gross primary production? *Global Change Biology*, **13**, 1157–1167.
- Lusk, C.H., Reich, P.B., Montgomery, R. a, Ackerly, D.D. & Cavender-Bares, J. (2008) Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in ecology & evolution*, **23**, 299–303.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F. & Lortie, C.J. (2009) Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, **97**, 199–205.
- le Maire, G., Nouvellon, Y., Christina, M., Ponzoni, F.J., Gonçalves, J.L.M., Bouillet, J.-P. & Laclau, J.-P. (2013) Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single- and mixed-species *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* plantations. *Forest Ecology and Management*, **288**, 31–42.
- Man, R. & Lieffers, V.J. (1999) Are mixtures of aspen and white spruce more productive than single species stands? , **75**, 505–513.
- Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S. & Dray, S. (2012) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients (ed M Zobel). *Journal of Vegetation Science*, n/a–n/a.
- McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C. & Bauhus, J. (2005) Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Forest Ecology and Management*, **218**, 1–24.
- Medlyn, B. (2004) A MAESTRO restrospective. *Forests at the land-atmosphere interface.*, pp. 105–123.
- Messier, C., Parent, S. & Bergeron, Y. (1998a) Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 511–520.
- Messier, C., Parent, S., Bergeron, Y., De, G. & Centre-ville, C.P.S. (1998b) Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal

- forests. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 511–520.
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B., Willig, M.R., Dodson, S.I. & Gough, L. (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, **82**, 2381–2396.
- Monserud, R. a. & Sterba, H. (1996) A basal area increment model for individual trees growing in even- and uneven-aged forest stands in Austria. *Forest Ecology and Management*, **80**, 57–80.
- Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M. & Bugmann, H. (2011) Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology letters*, **14**, 1211–9.
- Niinemets, Ü. (2010) A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research*, **25**, 693–714.
- Niinemets, Ü. & Valladares, F. (2006) Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, **76**, 521–547.
- O'Hara, K.L., Hasenauer, H. & Kindermann, G. (2007) Sustainability in multi-aged stands: An analysis of long-term planter systems. *Forestry*, **80**, 163–181.
- Oliver, C.D. & Larson, B.C. (1996) *Forest Stand Dynamics* (ed NY Wiley).
- Onoda, Y., Saluñga, J.B., Akutsu, K., Aiba, S., Yahara, T. & Anten, N.P.R. (2014) Trade-off between light interception efficiency and light use efficiency: implications for species coexistence in one-sided light competition (ed C Canham). *Journal of Ecology*, **102**, 167–175.
- Pacala, S.W. & Deutschman, D.H. (1995) Details That Matter: The Spatial Distribution of Individual Trees Maintains Forest Ecosystem Function. *Oikos*, **74**, 357.
- Paquette, A. & Messier, C. (2011) The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 170–180.
- Piedallu, C. & Gégout, J.C. (2008) Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models. *Agricultural and Forest Meteorology*, **148**, 1696–1706.
- Piedallu, C., Gégout, J.-C.C., Perez, V. & Lebourgeois, F. (2013) Soil water balance performs better than climatic water variables in tree species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 470–482.
- Piedallu, C., Gu, J., Bruand, A. & Seynave, I. (2011) Mapping soil water holding capacity over large areas to predict the potential production of forest stands.
- Piggot, C.D. & Grime, J.P. (1980) Plant Strategies and Vegetation Processes. *The Journal of Ecology*, **68**, 704.
- Piotto, D. (2008) A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management*, **255**, 781–786.
- Pokharel, B. & Dech, J.P. (2012) Mixed-effects basal area increment models for tree species in the boreal forest of Ontario, Canada using an ecological land classification approach to incorporate site effects. *Forestry*, **85**, 255–270.
- Pommerening, a. (2002) Approaches to quantifying forest structures. *Forestry*, **75**, 305–324.
- Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P. & Mommer, L. (2012) Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, **193**, 30–50.
- Potvin, C., Mancilla, Lady, Buchmann, N., Monteza, J., Moore, T., Murphy, M., Oelmann, Y., Scherer-Lorenzen, M., Turner, B.L., Wilcke, W., Zeugin, F. & Wolf, S. (2011) An ecosystem approach to biodiversity effects: Carbon pools in a tropical tree plantation. *Forest Ecology and Management*, **261**, 1614–1624.
- Pretzsch, H. (2003) The elasticity of growth in pure and mixed stands of Norway spruce (

- Picea abies* [L .] Karst .) and common beech (*Fagus sylvatica* L .). *Journal of forest science*, **49**, 491–501.
- Pretzsch, H. (2005a) Diversity and productivity in forests: evidence from long-term experimental plots. *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal systems*, **176**, 41–64.
- Pretzsch, H. (2005b) 3 Diversity and Productivity in Forests: Evidence from Long-Term Experimental Plots 3 . 1 Introduction: The Mixed Stands Issue –. *Ecological Studies Vol. 176*
- Pretzsch, H. (2010) *Forest Dynamics, Growth and Yield*. Springer Berlin.
- Pretzsch, H. (2014) Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*, **327**, 251–264.
- Pretzsch, H. & Biber, P. (2010) Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in central Europe. *Canadian Journal of Forest Research*, **40**, 370–384.
- Pretzsch, H., Block, J., Dieler, J., Dong, P.H., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H. & Zingg, A. (2010) Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science*, **67**, 712–712.
- Pretzsch, H., del Río, M., Ammer, C., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Dirnberger, G., Drössler, L., Fabrika, M., Forrester, D.I., Godvod, K., Heym, M., Hurt, V., Kurylyak, V., Löf, M., Lombardi, F., Matović, B., Mohren, F., Motta, R., den Ouden, J., Pach, M., Ponette, Q., Schütze, G., Schweig, J., Skrzyszewski, J., Sramek, V., Sterba, H., Stojanović, D., Svoboda, M., Vanhellemont, M., Verheyen, K., Wellhausen, K., Zlatanov, T. & Bravo-Oviedo, A. (2015) Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research*, **134**, 927–947.
- Pretzsch, H., del Río, M., Schütze, G., Ammer, C., Annighöfer, P., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Drössler, L., Fabrika, M., Forrester, D.I., Kurylyak, V., Löf, M., Lombardi, F., Matović, B., Mohren, F., Motta, R., den Ouden, J., Pach, M., Ponette, Q., Skrzyszewski, J., Sramek, V., Sterba, H., Svoboda, M., Verheyen, K., Zlatanov, T. & Bravo-Oviedo, A. (2016) Mixing of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) enhances structural heterogeneity, and the effect increases with water availability. *Forest Ecology and Management*, **373**, 149–166.
- Pretzsch, H. & Schütze, G. (2014) Size-structure dynamics of mixed versus pure forest stands. *Forest Systems*, **23**, 560.
- Pretzsch, H. & Schütze, G. (2016) Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands. *European Journal of Forest Research*, **135**, 1–22.
- Rackham, O. (2008) Ancient woodlands: modern threats. *New Phytologist*, **180**, 571–586.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M. & Walters, M.B. (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, S143–S164 ST – The evolution of plant functional .
- Reiss, J., Bridle, J.R., Montoya, J.M. & Woodward, G. (2009) Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 505–514.
- Ren, H., Yang, L. & Liu, N. (2008) Nurse plant theory and its application in ecological restoration in lower subtropics of China. *Progress in Natural Science*, **18**, 137–142.
- del Río, M., Condés, S. & Pretzsch, H. (2014a) Analyzing size-symmetric vs. size-asymmetric and intra- vs. inter-specific competition in beech (*Fagus sylvatica* L.) mixed

- stands. *Forest Ecology and Management*, **325**, 90–98.
- del Río, M., Pretzsch, H., Alberdi, I., Bielak, K., Bravo, F., Brunner, A., Condés, S., Ducey, M.J., Fonseca, T., von Lüpke, N., Pach, M., Peric, S., Perot, T., Souidi, Z., Spathelf, P., Sterba, H., Tijardovic, M., Tomé, M., Vallet, P. & Bravo-Oviedo, A. (2015) Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: review and perspectives. *European Journal of Forest Research*, 23–49.
- del Río, M., Schütze, G. & Pretzsch, H. (2014b) Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology*, **16**, 166–176.
- Roscher, C., Schumacher, J., Gubsch, M., Lipowsky, A., Weigelt, A., Buchmann, N., Schmid, B. & Schulze, E.-D. (2012) Using plant functional traits to explain diversity-productivity relationships. *PloS one*, **7**, e36760.
- Ryan, M.G., Stape, J.L., Binkley, D., Fonseca, S., Loos, R. a., Takahashi, E.N., Silva, C.R., Silva, S.R., Hakamada, R.E., Ferreira, J.M., Lima, A.M.N., Gava, J.L., Leite, F.P., Andrade, H.B., Alves, J.M. & Silva, G.G.C. (2010) Factors controlling Eucalyptus productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1695–1703.
- Sapijanskas, J., Paquette, A., Potvin, C., Kunert, N. & Loreau, M. (2014) Tropical tree diversity enhances light capture through crown plasticity and spatial and temporal niche differences. *Ecology*, **95**, 2479–2492.
- Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D.D., Korner, C., Schulze, E.-D.D., Scherer-Lorenzen & Körner, C. (2005) Forest diversity and function. *Ecological Studies Vol. 176*, p. 399.
- Schütz, J.P. (2002) Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry*, **75**, 329–337.
- Schwenk, W.S., Donovan, T.M., Keeton, W.S. & Nunery, J.S. (2012) Carbon storage, timber production, and biodiversity: comparing ecosystem services with multi-criteria decision analysis. *Ecological Applications*, **22**, 1612–1627.
- Schwinning, S. (1996) Decomposition Analysis of Competitive Symmetry and Size Structure Dynamics. *Annals of Botany*, **77**, 47–57.
- Schwinning, S. & Weiner, J. (1998) Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, **113**, 447–455.
- Seiwa, K. (2007) Trade-offs Between Seedling Growth and Survival in Deciduous Broadleaved Trees in a Temperate Forest. *Annals of Botany*, **99**, 537–544.
- Smith, D.M., Larson, B.C., Kelty, M.J. & Ashton, P.M.. (1997) *The Practice of Silviculture. Applied Forest Ecology*. John Wiley & sons, inc.
- Soares, A.A.V., Leite, H.G., Souza, A.L. de, Silva, S. /ricardo, Lourenço, H.M. & Forrester, D.I. (2016) Increasing stand structural heterogeneity reduces productivity in Brazilian Eucalyptus monoclonal stands. *Forest Ecology and Management*, **373**, 26–32.
- Stachowicz, J.J. (2001) Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities. *BioScience*, **51**, 235.
- Stape, J.L., Binkley, D., Ryan, M.G., Fonseca, S., Loos, R.A., Takahashi, E.N., Silva, C.R., Silva, S.R., Hakamada, R.E., Ferreira, J.M. de A., Lima, A.M.N., Gava, J.L., Leite, F.P., Andrade, H.B., Alves, J.M., Silva, G.G.C. & Azevedo, M.R. (2010) The Brazil Eucalyptus Potential Productivity Project: Influence of water, nutrients and stand uniformity on wood production. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1684–1694.
- Staudhammer, C.L. & LeMay, V.M. (2001) Introduction and evaluation of possible indices of stand structural diversity. *Canadian Journal of Forest Research*, **31**, 1105–1115.
- Thomas, S.C. & Weiner, J. (1989) Including competitive asymmetry in measures of local interference in plant populations. *Oecologia*, **80**, 349–355.
- Tilman, D., Reich, P.B. & Isbell, F. (2012) Biodiversity impacts ecosystem productivity as

- much as resources, disturbance, or herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 10394–10397.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. & Lehman, C. (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science (New York, N.Y.)*, **294**, 843–5.
- Toïgo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J.D., Piedallu, C. & Courbaud, B. (2015) Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology*, **103**, 502–512.
- Trouvé, R. (2011) *Possibilités D'actions Sur La Structure de Peuplements Adultes*.
- Turc, L. (1961) Estimation of irrigation water requirements, potential evapotranspiration: A simple climatic formula evolved up to date. *Journal of Annual agronomy*, **12**, 13–14.
- Valbuena, R. (2015) Forest structure indicators based on tree size inequality and their relationships to airborne laser scanning. *Dissertationes Forestales*, 1.
- Valbuena, R., Packalén, P., Martí'n-Fernández, S. & Maltamo, M. (2012) Diversity and equitability ordering profiles applied to study forest structure. *Forest Ecology and Management*, **276**, 185–195.
- Valbuena, R., Packalen, P., Mehtätalo, L., García-Abril, A. & Maltamo, M. (2013) Characterizing forest structural types and shelterwood dynamics from Lorenz-based indicators predicted by airborne laser scanning. *Canadian Journal of Forest Research*, **43**, 1063–1074.
- Valladares, F. & Niinemets, Ü. (2008) Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 237–257.
- Vallet, P., Dhôte, J.-F., Mogueédec, G. Le, Ravart, M. & Pignard, G. (2006) Development of total aboveground volume equations for seven important forest tree species in France. *Forest Ecology and Management*, **229**, 98–110.
- Vallet, P. & Pérot, T. (2011) Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *Journal of Vegetation Science*, **22**, 932–942.
- Varga, P., Chen, H.Y. & Klinka, K. (2005) Tree-size diversity between single- and mixed-species stands in three forest types in western Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 593–601.
- Verheyen, K., Vanhellemont, M., Auge, H., Baeten, L., Baraloto, C., Barsoum, N., Bilodeau-Gauthier, S., Bruelheide, H., Castagnyrol, B., Godbold, D., Haase, J., Hector, A., Jactel, H.H., Koricheva, J., Loreau, M., Mereu, S., Messier, C., Muys, B., Nolet, P., Paquette, A., Parker, J., Perring, M., Ponette, Q., Potvin, C., Reich, P., Smith, A., Weih, M. & Scherer-Lorenzen, M. (2016) Contributions of a global network of tree diversity experiments to sustainable forest plantations. *Ambio*, **45**, 29–41.
- Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., Haase, J., Kunstler, G., Schelhaas, M. & Trasobares, A. (2013) Disentangling Biodiversity and Climatic Determinants of Wood Production (ed LA Newsom). *PLoS ONE*, **8**, e53530.
- Vilà, M., Inchausti, P., Vayreda, J., Barrantes, O., Gracia, C., Ibáñez, J.J. & Mata, T. (2005) Confounding factors in the observed productivity-diversity relationship in forests. , **176**, 65–86.
- Vilà, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibáñez, J.J., Mata, T. & Obón, B. (2007) Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology letters*, **10**, 241–50.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.
- Weiner, J. (1985) Size Hierarchies in Experimental Populations of Annual Plants. *Ecology*, **66**, 743–752.

- Weiner, J. (1990) Asymmetric competition in plant populations. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, **5**, 360–364.
- Whittaker, R.J. (2010) Meta-analyses and mega-mistakes: Calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship. *Ecology*, **91**, 2522–2533.
- Wykoff, W.R. (1990) A Basal Area Increment Model for Individual Conifers in the Northern Rocky Mountains. *Forest Science*, **36**, 1077–1104.
- Xiao, X., White, E.P., Hooten, M.B. & Durham, S.L. (2011) On the use of log-transformation vs. nonlinear regression for analyzing biological power laws. *Ecology*, **92**, 1887–1894.
- Zeide, B. (1985) Tolerance and self-tolerance of trees. *Forest Ecology and Management*, **13**, 149–166.
- Zhang, Y. & Chen, H.Y.H. (2015) Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass. *Journal of Ecology*, n/a–n/a.
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H. & Reich, P.B. (2012) Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, **100**, 742–749.

III.9 Supporting information

III.9.1 S1 Appendix: Description of the French National Geographic Agency data and climatic data

III.9.1.1 Introduction

This document describes the data from the French National Forest Inventory (NFI) and the climatic data used in Bourdier et al. submitted.

III.9.1.2 Data description

The French National Forest Inventory comprises a network of temporary plots established on a grid of approximately 1000 x 1000 m. Ten percent of the cells in this grid is sampled each year (we used data from 2006 to 2011). If a particular grid node falls within a forested area, a plot is established (randomly located in a square of 450m around the center of the cell), the soil type is characterized and dendrometric data is measured. Measurements are taken in three concentric circular subplots of different radii, based on circumference at breast height (C_{130}). All trees with $C_{130} > 23.5$ cm, > 70.5 cm and > 117.5 cm were measured within a radius of 6 m, 9 m and 15 m, respectively. For each measured tree, stem circumference, species, status (dead or alive, including only tree that died less than five years ago according to bark and small branches state), and radial increment over five years were recorded. The radial increment was determined from two short cores taken at breast height. Soil properties were analysed using a soil pit of up to 1 m depth located in the center of the plot. One or two soil horizons were distinguished from the soil pit, and depth, texture (based on eight classes) and coarse fragment content were recorded for each horizon. Soil water holding capacity (*SWHC*) was computed based on these three variables, using standard values of water retention for each texture class (following Piedallu et al. 2011).

The following document give details about data formatting and the computation of the basal area at the two dates.

The data was downloaded from IGN website for each of the following years of inventory: 2006, 2007, 2008, 2009, 2010 and 2011. For each year, four files are provided: individual alive trees data, individual dead trees data, ecological data. It was needed to merge data for each year and to homogenize the different variables because the variables and the category of the variables have changed between years (see at the end of the document).

In addition we purchased from IGN the exact elevation of the plot (the exact coordinates of plots are not available only the center of the 1x1km cell where the plot is located).

III.9.1.3 Simplified tree

If the number of trees of a given species and a given size class (C_{130} classes 23.5-70.5, 70.5-117.5, 117.5-164.5, >164.5cm) is greater than 6, the radial increment is measured only on 6 individuals. To compute the basal area on the plot 5-years ago it is needed to estimate the growth of the trees lacking growth measurement (simplified trees). We explored two methods to predict the growth of these individuals.

- We affected to the individual with missing growth data on a plot the average growth rate of the measured individual of the same species and same size class.
- We fitted mixed model of radial increment (dG) as a function of C_{130} ($\log(dG) = a_p + b \times \log(C_{130})$) with a random intercept drawn for each plot (a_p). We then predicted radial increment for each tree with missing data according to their C_{130} and their plot. The model was fitted in a Hierarchical Bayesian framework using JAGS (Plummer 2003).

We used the prediction of the average growth rate of the measured individual of the same species and same size class because it seemed to have less uncertainty than a modeling method and both approaches provided us with fairly similar results.

III.9.1.4 Climatic data

For each plots the monthly temperature and total precipitation was taken from a GIS data base at 1km² resolution developed by Bertrand et al. (2011) and Piedallu et al. (2013). The solar radiation accounting for cloudiness cover was also retrieved for each plots from a data base averaged at 1 km² resolution (Piedallu & Gegout 2008). The temperature was corrected for the actual elevation of the plot using geospatial correction of the temperature laps rate.

Based on this data we computed the sum of degree days above 5.56°C (SGDD) and a water stress index computed from a monthly water budget (using the model of Bugmann & Cramer 1998) (WB).

- To compute the SGDD we used a spline of the average monthly temperatures.
- The water stress index (WS) is based on the ratio of the actual evapotranspiration over the potential evapotranspiration (the detail of the calculation is presented below).

III.9.1.4.1 Water budget model

The monthly potential evapotranspiration (PET_m) was computed using the Turc equation (Turc, 1961).

$$PET_m = n \times 0.0133333 \times (Rg_m + 50) \times (t_m/(t_m/15))$$

with n = number of days of the month, t_m = the monthly temperature and Rg_m = the monthly radiation. The water budget computed monthly soil water content (SWC_m), with initial condition for January SWC_m set as SWHC (SWHC is the maximum soil water content). Then monthly soil water content was iteratively computed using the following equation.

$$SWC_{m+1} = \min(SWC_m + P_{S_m} - AET_{m1}SWHC)$$

with P_{S_m} = the infiltrating precipitation, AET_m = the monthly actual evapotranspiration. $AET_{m1} = \min(D_m, S_m)$ with $D_m = PET_m P_{i_m}$ where P_{i_m} is the intercepted precipitation and $S_m = cw * SWC_m / SWHC$ where cw is a parameter denoting the maximum evapotranspiration from a saturated soil under conditions of high demand (as in Bugmann & Cramer 1998 we assume that $cw = 12$ cm/month).

P_{i_m} and P_{S_m} are computed as: $P_{i_m} = \min(f_i * P_{m1} PET_m)$ with f_i = a parameter denoting the fraction of precipitation that is intercepted and is set at a value of 0.3 following Bugmann & Cramer (1998), and P_m = the monthly precipitation.

The water stress index was computed as:

$$WS = \frac{\sum_{m=1}^{12} AET_m}{\sum_{m=1}^{12} PET_m}$$

III.9.1.4.2 Soil water holding capacity

SWHC was computed following (Piedallu et al. 2011) as:

$$SWHC = (1 - RO) \times \left(\sum_{i=1}^n (1 - \sqrt[3]{SC_i}) \times (\theta_i^{2.0} - \theta_i^{4.2}) \times T_i \right)$$

with n the number of horizons in the soil profile. SC_i is the stone proportional content in horizon i , $\theta_i^{2.0}$ and $\theta_i^{4.2}$ are the water content at respectively -100 hPa and -15000hPa matric potential of horizon i (according to Al Majou et al. 2008), T_i is the thickness of the horizon i in millimeters and RO is the proportion of rock outcrop recoded for the plot.

III.9.1.5 Matching of different years

III.9.1.5.1 Alive tree

(1) In 2006 the variable *veget* had either the value 0 no damaged or Z damaged. From 2007 the damaged have been recorded in the variable *acci* with the value 0 for no damage and 1 to 5 for different type of damage. A variable *\$vege4* with value 0 no damage or 1 damage have been created for all year.

(2) Variable *orir* give the origin of the tree: recruit from seed (1) or from resprouting (0 only in 2005 and 2006 - but 0 for resprout and 2 for resprout from wind thrown tree from 2007 and onward).

(3) Variable *simplif* show which the tree that were simplifi ed only after 2009.

(4) Variables *sfgui sfgeliv sfpied sfdorge sfcoeur* were provided only after 2009.

III.9.1.5.2 Plot data

(5) The variable *plisi* occurrence of an edge was not recorded in 2006.

(6) The variable *incid* occurrence of a disturbance was not recorded before 2009.

III.9.1.5.3 Ecological data

We only used the pedological variables. There were no changes in variables between years for the variables we used (soil description).

III.9.1.6 References

Al Majou, H., Bruand, A., Duval, O., (2008) The use of in situ volumetric water content at field capacity to improve the prediction of soil water retention properties. Canadian Journal of Soil Science, 88, 533-541.

Bugmann, H. & Cramer, W. (1998) Improving the behaviour of forest gap models along drought gradients. Forest Ecology and Management, 103, 247-263.

Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrio-Dillon, G., de Ruff ray, P., Vidal, C., Pierrat, J.C., Gegout, J.C., 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. Nature, 479, 517-520.

Kunstler, G., Albert, C.H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E., Coomes, D.A. (2011) Eff ects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. Journal of Ecology, 99, 300â“312.

Piedallu, C., and Gegout, G. (2008) Effi cient Assessment of Topographic Solar Radiation to Improve Plant Distribution Models. Agricultural and Forest Meteorology, 148, 1696â“1706.

Piedallu, C., J. C. Gégout, A. Bruand, & Seynave, I. (2011) Mapping Soil Water Holding Capacity over Large Areas to Predict Potential Production of Forest Stands. Geoderma, 160, 355-366.

Piedallu, C., Gegout, J.C., Perez, V., Lebourgeois, F., 2013. Soil water balance performs better than climatic water variables in tree species distribution modelling. Global Ecology and Biogeography, 22, 478-482.

Plummer, M. (2003) JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. In Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing (DSC 2003). March, pp. 20-22.

Turc, L. (1961) Evaluation des besoins en eau d'irrigation, évapotranspiration potentielle. Annales Agronomiques, 12, 13-49.

III.9.2 S2 Appendix: Comparison of different analysis methods: lm vs. nls.

This appendix has been created to compare two different methods we tested to analyze the data from the French National Forest Inventory used in Bourdier et al. submitted.

The two methods tested were:

1. The log transformed version of the model:

Effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production en peuplements forestiers monospécifiques

$$\log(dG) = \alpha_0 + \alpha_1 WB.y + \alpha_2 sgdd + \beta \log BA + \gamma QMD7.5 + \delta GCba + \varepsilon$$

2. Non-linear model using 'nls' in R

$$dG = e^{\alpha_0 + \alpha_1 WB.y + \alpha_2 sgdd} \times BA^\beta \times e^{\gamma QMD7.5 + \delta GCba} + \varepsilon$$

For all species, the linear model using lm on the log transformed scale yields better results than the nls method.

III.9.3 S3 Appendix: P-values from the models for the ten species

Species	(Intercept)	WB.y	logBA	QMD7.5	GCba	sgdd
PinSyl	1.090e-117	1.322e-09	2.857e-100	2.277e-40	6.343e-03	NA
QuePet	1.133e-131	6.726e-15	2.852e-101	4.133e-79	2.307e-05	NA
QueRob	8.672e-48	1.171e-04	7.422e-87	1.981e-103	2.428e-08	5.034e-02
PinPin	7.276e-10	1.436e-15	2.684e-117	5.361e-128	2.206e-17	8.589e-06
FagSyl	3.975e-52	6.598e-08	4.435e-50	6.082e-72	1.741e-06	3.212e-12
QuePub	1.174e-66	5.516e-08	4.381e-99	9.112e-37	6.565e-01	1.226e-01
AbiAlb	3.441e-21	8.966e-05	5.256e-28	1.273e-32	3.163e-02	1.163e-06
PinHal	2.384e-31	NA	2.236e-23	3.010e-15	4.748e-02	NA
PicAbi	6.341e-20	1.659e-04	2.169e-27	3.796e-22	8.743e-02	5.205e-05
LarDec	1.185e-21	6.998e-02	1.511e-12	3.983e-14	6.934e-01	NA

IV _ Effet de l'inégalité des tailles sur la production en peuplements forestiers plurispécifiques

Biodiversity–productivity relationships: tree size inequality and shade tolerance hierarchy matter

Thomas Bourdier^{*},¹, Georges Kunstler¹, Christian Piedallu², Benoît Courbaud¹, Thomas Cordonnier¹

¹Univ. Grenoble Alpes, Irstea, UR EMGR, 2 rue de la Papeterie-BP 76, F-38402 St-Martin-d'Hères, France.

² AgroParisTech, UMR1092, Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB), ENGREF, 14 rue Girardet, CS14216, FR- 54042 Nancy Cedex, France 2

Corresponding author. Email: thomas.bourdier@irstea.fr

IV.1 Abstract

Question(s): Positive diversity–productivity relationships have been reported in different plant communities, including forests. These effects may be strongly related to both structural diversity and functional diversity, but also their interactions if there is a nonrandom distribution of species functional traits among canopy layers. Here we explore the relative effects on forest productivity of species diversity, tree size inequality, and shade tolerance diversity, as well as the effect of the distribution of shade tolerance in the canopy.

Location: 11,000 mixed-species plots from the French National Geographic Agency distributed throughout France.

Methods: We analyzed the effects of species diversity, mean and diversity of shade tolerance, and tree size inequality on forest plot productivity, represented by basal area annual increment over a period of 5 years, while controlling for environmental factors. Using the covariance between tree size and shade tolerance, we also explored the effect of the distribution of shade tolerance among tree sizes in the stand.

Results: The results showed a positive effect of species diversity (effect size, 0.049) and a negative effect of tree size inequality (effect size, -0.03) on mixed-forest productivity. We also demonstrated that a negative covariance between species shade tolerance and size (e.g., higher proportion of shade-tolerant species in lower size classes) increased productivity (effect size, 0.026). The diversity in shade tolerance did not affect productivity in this study.

Conclusions: In forest communities, tree size inequality appears to influence productivity in two different ways. First, it reduces productivity in itself (size effect per se), probably by increasing asymmetric competition within the stand and by reducing the stand's light interception and light use efficiency. Second, tree size inequality interacts with tree shade tolerance to modulate stand productivity, with a higher productivity in stands where shade-intolerant species dominate shade-tolerant species in terms of size. Future studies investigating the species diversity effect on productivity in forests need to explore how the size hierarchy of shade tolerance controls productivity and explore the mechanism underpinning this effect in greater detail.

IV.2 Introduction

In today's context of global biodiversity loss, many authors have studied the effect of species diversity on productivity, a key feature of ecosystem functioning. Although species diversity–productivity relationships have been shown to take various forms in empirical studies (Huston 2000; Mittelbach *et al.* 2001; Díaz & Cabido 2001; Whittaker 2010), the dominant pattern seems to be a positive effect in all types of plant communities, from grasslands (Tilman, Reich & Isbell 2012; Cardinale *et al.* 2012; Grace *et al.* 2016) to forests (Vilà *et al.* 2007; Piotta 2008; Paquette & Messier 2011; Zhang *et al.* 2012; Gamfeldt *et al.* 2013). However, several recent studies highlighted that using only species diversity (species richness or other indexes integrating species' relative abundance, *e.g.*, the Shannon index) was not sufficient to assess the effect of the complexity of the community on productivity (Morin *et al.* 2011; Zhang *et al.* 2012).

First, trait-based functional diversity indices can be better predictors of productivity than species richness (Cadotte *et al.* 2011; Roscher *et al.* 2012) and may help bring to light the mechanisms that underpin the positive influence of biodiversity on productivity (Vilà *et al.* 2007; Cardinale *et al.* 2011; Mason *et al.* 2012). Species complementarity in resource use could be identified by a positive effect of the diversity of traits related to resource use on productivity (Díaz & Cabido 2001; Roscher *et al.* 2012). For instance, according to a meta-analysis by Zhang *et al.* (2012), the diversity of light use strategies in forests is positively related to its productivity. However, few studies have analyzed these effects of functional diversity and there is no consensus on which traits or which dimension of ecological strategies is the most determinant for forest productivity.

Secondly, studies in forest ecosystems have recently explored how tree size heterogeneity in the stand (hereafter referred to as size inequality) mediate the effect of species richness on productivity. For instance, using structural equation models, Zhang & Chen (2015) demonstrated that species diversity increases aboveground biomass through an increase of tree size inequality in Canadian boreal forests. This result was corroborated by Morin *et al.* (2011) in a long-term simulation study with 30 European tree species. However, studies having explored the direct effect of size inequality on productivity in multispecies forests show more contrasted results. Some studies found an increase of net primary productivity when tree size inequality increased (Lei *et al.* 2009; Hardiman *et al.* 2011; Dănescu *et al.* 2016), while other studies found neutral or even negative effects (Liang *et al.* 2007) of size inequality, in line with results obtained in monospecific stands (Ryan *et al.* 2010; Long & Shaw 2010; Cordonnier & Kunstler 2015; Soares *et al.* 2016; Bourdier *et al.* 2016). For instance, Liang *et al.* (2007) showed that basal area growth was negatively correlated with tree size inequality in a Douglas fir–western hemlock mixture as well as in mixed conifer forests.

These contrasting results reinforce the need for studies that evaluate the combined effect of species diversity, tree size inequality and functional diversity on productivity. Several authors (Pretzsch 2005b; Morin *et al.* 2011; Zhang *et al.* 2012; Forrester 2013) pointed out that one potential way of reconciling these contrasting results is to explore whether or not tree size inequality interacts with functional composition (focusing on light use strategies) to control stand productivity. As discussed by Kelly (1992), stands with shade-tolerant species in the understory and shade-intolerant – light-demanding – species in the upper canopy should have higher productivity than stands with the reverse composition. Several mechanisms related to the complementarity of resource use by species have been suggested to explain

this potential effect: an increase in light interception (Pretzsch & Schütze 2016), higher light use efficiency (Kelty *et al.* 1992) and rapid mitigation of productivity losses by fast growth of more shade-tolerant species from lower canopy strata (Pretzsch 2003; Morin *et al.* 2011). Key in all these mechanisms is that shade-intolerant species must dominate in size shade-tolerant species, in other words a negative covariance between shade tolerance and size should optimize stand productivity. However, to date this potential effect of the covariance between size and shade tolerance on productivity has not been explicitly tested on a large set of species at a large scale.

Using 11,302 mixed-species plots from the French National Geographic Agency database covering a wide range of bioclimatic conditions, we analyzed how stand productivity was influenced by tree species diversity as well as tree size inequality, tree shade tolerance and the covariation between shade tolerance and size in the stand. More specifically, we tested if (i) species diversity increased productivity, (ii) tree size inequality *per se* decreased productivity as in pure stands (Bourdier *et al.* 2016), (iii) shade tolerance composition and diversity influenced productivity and finally (iv) a negative covariance between shade tolerance and size (shade-tolerant species preferentially in lower size classes) increased stand productivity.

IV.3 Material and methods

IV.3.1 Plot data

We used plots from the National Geographic Agency database (NGA, <http://inventaire-forestier.ign.fr/spip/>), which combine dendrometric and ecological data. Details on the NGA protocol can be found in Vallet & Pérot (2011) and Bourdier *et al.* (2016). A total of 44,000 plots distributed throughout France and inventoried from 2006 to 2011 were available for this study. We excluded plots in coppice stands, plots where a cut had been applied in the last 5 years, plots with a single tree, plots in plantations and finally plots composed of only a single species. The latter criterion was applied to avoid values of zero in the covariance between size and shade tolerance. Given that the diameter limit of 7.5 cm for tree measurement or the small area of the plots (15-m radius) can induce artificial relationships between the Gini index (see definition below) and the quadratic mean diameter, we removed the plots corresponding to the upper and lower 5% percentile of the Gini coefficient and to the upper and lower 10% percentile of the quadratic mean diameter. We also removed 35 plots where species richness was greater than seven species because we had too few observations for this level of diversity. The final data set resulted in 11,302 plots. For each plot we estimated plot productivity as the basal area annual increment on the plot. The plot basal area is defined as the sum of individual tree basal areas, i.e., the cross section of their trunks at breast height (1.30 m). The basal area annual increment of each plot was calculated using the following equation adapted from Vallet & Pérot (2011):

$$dG = \frac{\Delta G}{\Delta t} = \frac{1}{5} \sum_i \frac{10^{-4}}{4\pi} (c_{130,i}^2 - (c_{130,i} - 2\pi \times ir_{5,i})^2) w_i \quad (1)$$

with:

- ΔG (m^2ha^{-1}): mean annual plot basal area increment over 5 years,

- Δt (years): 5-year growth period;
- $c_{130,i}$ (cm): girth of tree i at breast height (1.30 m);
- $ir_{5,i}$ (cm): radial increment over 5 years of tree i observed on an increment core;
- w_i (trees.ha⁻¹): weight of tree i for plot density estimation (taking into account plot border effects).

Since 2009, only species and circumference have been measured on a number of trees called “simplified trees” to reduce field work for NGA teams. To estimate the radial increment of these trees (7.86% of trees in our data set), we used the prediction of the average growth rate of the measured individual of the same species and same size class (Bourdier *et al.* 2016).

To account for climatic variations across the sampling area, we calculated two variables that are known to influence growth (Kunstler *et al.* 2011): the sum of growing degree days (the sum of daily temperatures exceeding 5.56°C, SGDD) and the annual water budget (WB). We used estimates of temperature, precipitation and solar radiation modeled and mapped throughout France by Piedallu *et al.* (Piedallu & Gégout 2008; Bertrand *et al.* 2011; Piedallu *et al.* 2013). We calculated the WB using the maximum soil water capacity estimated for each NGA plot using data from a soil pit (Piedallu *et al.* 2011), potential evapotranspiration (Turc 1961) and precipitation using the Bugmann & Cramer model (Bugmann & Cramer 1998).

IV.3.2 Quantifying tree size inequality: the Gini coefficient index

Among indices used to characterize tree size inequality, the Gini coefficient index has been proven to be superior in discriminant ability, capability of ranking different distributions and lower sensitivity to variation in sample size (Lexerød & Eid 2006; Valbuena *et al.* 2012). First developed in economics, it is now increasingly used in ecology to define tree size inequality (Damgaard & Weiner 2000; Klopčič & Boncina 2011; Valbuena *et al.* 2012; Cordonnier & Kunstler 2015; Pretzsch & Schütze 2016). Several authors (Lexerød & Eid 2006; Valbuena *et al.* 2012) suggested using this index instead of the classic Shannon index or other indices related to size distribution (e.g., coefficient of variation) that were used in the past (Buongiorno *et al.* 1994; Liang *et al.* 2005, 2007; O’Hara *et al.* 2007; Lei *et al.* 2009; Gadow *et al.* 2012). Equations to compute the Gini index are available in Damgaard & Weiner (2000) and Dudunam (2011). The Gini coefficient index ranges from 0 (perfect equality, where all values are the same) to 1 (maximum theoretical inequality). This index can be directly related to the degree of size asymmetric competition in forest stand growth (Cordonnier & Kunstler 2015), making it a good candidate to address the effects of tree size inequality on stand productivity. In our study, we applied the Gini index to individual tree basal areas.

IV.3.3 Species shade tolerance and species diversity

To account for shade tolerance in this study, we used Niinemets & Valladares’ index of tree species shade tolerance (Niinemets & Valladares 2006) ranging from 1 (very intolerant) to 5 (very tolerant). We used three different metrics to characterize shade tolerance at the plot

scale using basal area to account for species abundance: (i) the mean shade tolerance, simply computed as the arithmetic mean of the shade tolerance of the trees, (ii) the diversity in shade tolerance using the FDis index (Laliberté & Legendre 2010) and (iii) the covariance between tree diameter and shade tolerance. The last index represents the size hierarchy between individual trees of varying shade tolerance: a positive value meant that trees of shade-tolerant species were dominant in size, whereas a negative value meant the reverse. The latter case was more common (70% of the plots) in our data set, as could be expected. To integrate species diversity into the study, we used the species richness of each plot.

IV.3.4 Plot productivity analysis

To analyze the effect of species richness, tree size inequality, shade tolerance and its covariance with size on plot productivity all things being equal, we took into account potential confounding effects caused by the variability of plot structures and environmental conditions in our data set. To this end, we developed a model relating plot productivity (dG) to two key stand structural attributes and two environmental variables. We selected the total basal area (G) to quantify growing stock, the mean plot quadratic diameter (Dq) to quantify development stage, and SGDD and WB as key environmental variables. To test our hypothesis, we also included species richness (SpRich) in the model to account for species diversity, the Gini coefficient index (Gini) to quantify tree size inequality, the mean shade tolerance (ShMean) and the diversity in shade tolerance using the FDis index (FDis) to quantify stand functional characteristics, and finally the covariance between tree basal area and tree shade tolerance (covGSh) to characterize the distribution of traits among size classes. Previous studies have shown that the multiplicative model for the growth model (Bourdier *et al.* 2016) and the exponential model for the diversity effect (Cardinale *et al.* 2007) provided a good fit.

Stand productivity was modeled as follows:

$$dG = \alpha \cdot G^\beta \cdot e^{\gamma \cdot Dq} \cdot e^{\epsilon \cdot SpRich + \theta \cdot ShMean + \delta \cdot FDis + \delta \cdot Gini + \epsilon \cdot covGSh} \quad (2)$$

where α is a linear combination of site effect components such as:

$$\alpha = e^{(\alpha_0 + \alpha_1 WB + \alpha_2 SGDD) + (\beta_0 + \beta_1 SP_1 + \beta_2 SP_2 + \dots + \beta_n SP_n)}$$

where the first term represents the abiotic component: WB and SGDD are, respectively, the year's WB and the sum of growing degree days above 5.56°C for each plot location. The second term represents the biotic component where SPs are the proportion of each species on a plot. The species not belonging to the 12 most abundant species in the data set were grouped into shade-tolerant angiosperms, shade-intolerant angiosperms, shade-tolerant gymnosperms and shade-intolerant gymnosperms (the cutoff between shade-tolerance groups was defined as the median shade tolerance of the species pool). The control of species abundance in equation 2 allowed us to account for a species identity effect on productivity. This way, the inherent productivity differences between species were removed from the analysis and no sampling effect was encountered.

IV.3.5 Statistical analysis

We conducted all statistical analyses using the R open-source software (Version 3.2, R Core Team). To calibrate our productivity model on NGA data, linear regressions were performed using the log-transformed version of the model. The log transformation of growth data has been applied in many studies (Bourdier *et al.* 2016, S2 appendix) due to the classic log-normal distribution of basal area increments and is well suited for a multiplicative error structure. With the full model, we tested all variables systematically and kept only variables with a significance level below 5% (p -value <0.05). We assessed normality and heteroscedasticity visually using normal Q-Q plots and plots of residuals vs. predicted values. We centered and standardized all variables to facilitate the comparison of their effects on productivity (effect sizes).

IV.4 Results

As expected, the two strongest effects on productivity were a positive effect of log basal area (logG: 0.574, Paquette & Messier 2011), which represents a stocking effect, and a negative effect of the mean quadratic diameter (QMD: -0.53 , Vallet & Pérot 2011), which represents a development stage effect.

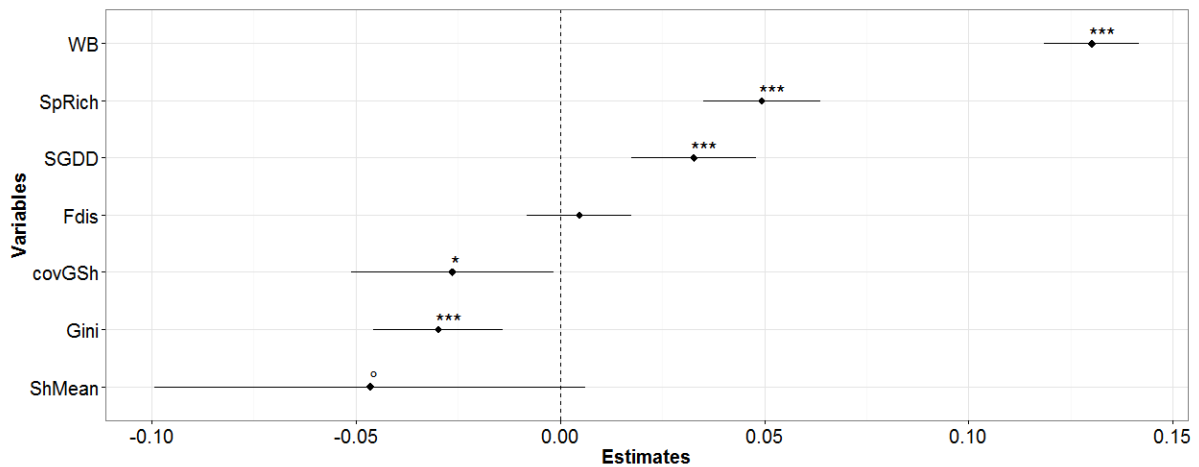


Fig. 15: Effect size of each variable included in the model with their confidence intervals. The effects of logG and QMD are not displayed in the figure for better visualization of the other variables' effects. Levels of significance are indicated on the graph based on a log-likelihood ratio test: (°) p -value <0.1 , (*) <0.05 , (**) <0.01 , (***) <0.001 . The results are available in S1 Appendix for all variables.

Species richness (SpRich) had a positive effect on productivity, whereas tree size inequality (Gini) had a negative effect, of smaller magnitude (effect size, 0.049 and 0.030, respectively; Fig. 15). The covariance between size and shade tolerance (covGSh) had a negative effect (productivity decreases when tolerant species are dominant in size) of the same magnitude as the tree size inequality effect (Gini) (effect size, 0.026 and 0.030, respectively; Fig. 15).

Effet de l'inégalité des tailles sur la production en peuplements forestiers plurispécifiques

Both environment variables had a positive effect on stand productivity, but the WB had a much stronger impact than the SGDD. There was a tendency toward a negative effect of the mean shade tolerance (ShMean), but it was not significant (effect size, -0.046 , p -value $=0.083$). Finally, shade tolerance diversity (Fdis) did not affect stand productivity significantly.

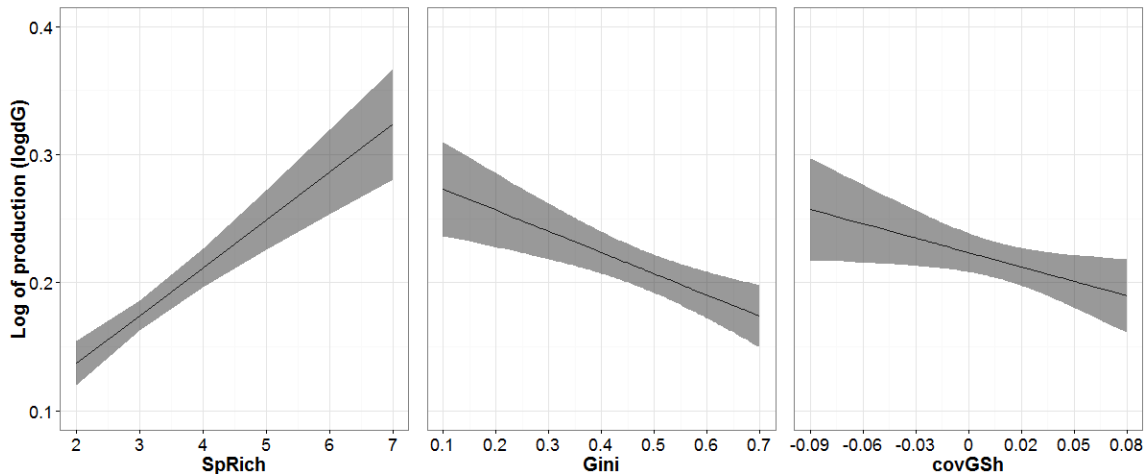


Fig. 16: Effect of species richness (SpRich), tree size inequality (Gini) and covariance between size and shade tolerance (covGSh) on the log of productivity. 95%confidence intervals are displayed for each variable.

An increase of species richness from two to seven species (minimum and maximum richness in the data set) resulted in an 18.5% increase in production (Fig. 16). As hypothesized, tree size inequality and covariance between size and shade tolerance also influenced productivity but with a smaller effect size (Fig. 15). An increase in tree size inequality from a Gini of 0.1 to 0.7 corresponded to an 8.6% decrease in production. The increase in covariance between size and shade tolerance from a negative (-0.09) to a positive value (0.08) resulted in a 6.8% decrease in production.

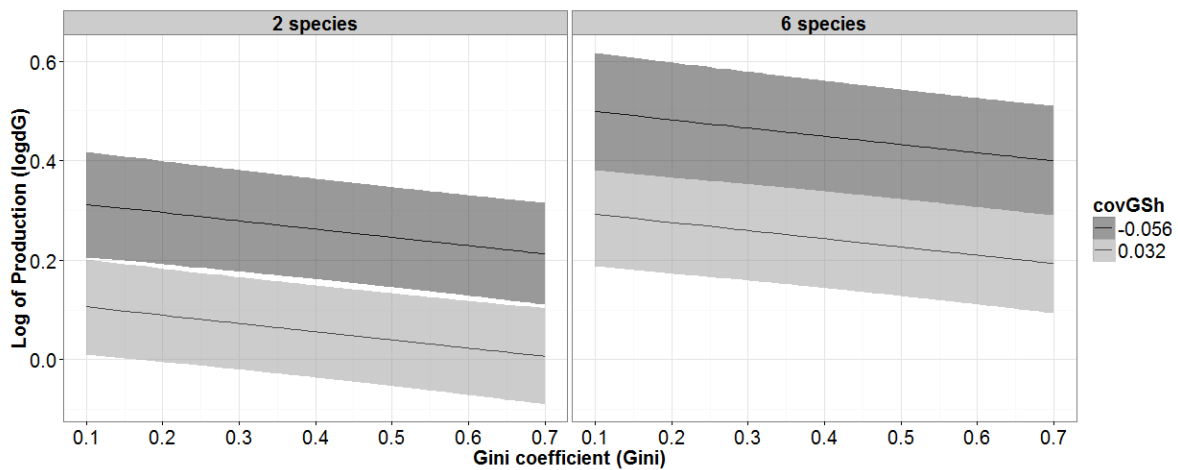


Fig. 17: Effect of the inequality of individual basal areas (Gini) and the covariance between basal area and shade tolerance (covGSh) on log productivity (logdG) for two levels of species richness (two vs. six species). 95%confidence intervals are displayed on each graph.

Figure 17, representing the effects of tree size inequality and covariance between tree basal area and tree shade tolerance for two different levels of species richness, shows that a high Gini coefficient and inefficient structuring of shade tolerance in the canopy (corresponding to a high positive covariance) can cancel out the positive effects of species richness.

IV.5 Discussion

This study shows a positive effect of species richness on forest productivity but also reveals that beyond species richness, the size structure of the trees and the species' light strategies have important control on forest productivity. Tree size inequality had a negative effect on stand productivity. Moreover, stands with shade-intolerant species dominating shade-tolerant species in terms of size, as indicated by a negative covariance between tree size and shade tolerance, had higher productivity than stands with the inverse structuring of shade tolerance with size. These results call for better integration of size structure and its relation to the functional characteristics of the species when considering biodiversity–productivity relationships.

First it is important to recall that the two strongest effects in our study were attributed to stand variables related to density and stand development (basal area and mean quadratic diameter). This is in accordance with studies on large inventory data sets showing that stand density had a stronger effect on productivity than species richness (Paquette & Messier 2011; Vilà *et al.* 2013). The effect of basal area is expected to be positive and to saturate or even decrease at high basal area values because it integrates both stocking and competition effects (Assmann 1970; Paquette & Messier 2011). The effect of stand development on productivity is expected to be negative (Vallet *et al.* 2011) due to either aging effects or ontogenic effects. Our results are coherent with these expected patterns and underline the need to take into account these effects as a prerequisite for studies exploring the effect of more complex variables such as species diversity or tree size inequality. Overall, it also

challenges the results obtained in studies that did not explicitly control for the stand development stage.

This study confirmed the significant effect of species richness on productivity in line with previous studies (Paquette & Messier 2011; Morin *et al.* 2011; Zhang *et al.* 2012; Gamfeldt *et al.* 2013). In Swedish boreal forest ecosystems, Gamfeldt *et al.* (2013) found a considerable 50% increase of biomass production between pure plots and plots composed of five species. Two different recent analyses comparing monocultures to mixtures showed that mixed species stands were on average 24% more productive than the mean monocultures of the same species (Zhang *et al.* 2012; Vilà *et al.* 2013). The results indicate an 18% increase, which is slightly lower but still quite strong given that our study did not include monocultures. Previous studies reported a linear or exponential increase of productivity as species richness increased (Zhang *et al.* 2012; Gamfeldt *et al.* 2013; Vilà *et al.* 2013), up to six species where a plateau has generally been observed (Zhang *et al.* 2012). This agrees with our results within the range of two to seven species.

Several studies demonstrated a positive effect of species diversity on productivity through an increase in tree size inequality (Morin *et al.* 2011; Vilà *et al.* 2013; Zhang & Chen 2015; Jucker, Bouriaud & Coomes 2015), suggesting a positive effect of size inequality on productivity. Our results, however, showed a significant negative effect of tree size inequality on productivity once controlled for species diversity, stocking and stand development stage effects, which is in agreement with the results obtained by several authors in pure stands, through experimental, observational or more theoretical studies (Ryan *et al.* 2010; Caspersen *et al.* 2011; Cordonnier & Kunstler 2015; Soares *et al.* 2016; Bourdier *et al.* 2016). The negative effect of structural diversity can be as much as a 14% growth reduction in a young eucalyptus plantation (Ryan *et al.* 2010). In an analysis of pure stands of the French National Geographic Agency, Bourdier *et al.* (2016) found a mean growth reduction of 7% across species compared with the 8% in this study. In pure stands, a potential explanation for this negative effect of size inequality on production is that the benefit gained by dominant trees because of increased light interception when size inequality increases is lower than the cost of reduced light interception for dominated trees (Ryan *et al.* 2010; Binkley *et al.* 2010). Bourdier *et al.* (2016) illustrated this mechanism by showing that in pure stands, size inequality had a negative effect on both stand light interception efficiency and stand light use efficiency. In mixed species forest, several studies have also found a negative effect of size inequality on growth, either using modeling approaches (Liang *et al.* 2005; Caspersen *et al.* 2011) or observations in different forest types (Liang *et al.* 2007). Several authors suggested that this effect could differ according to forest types (Liang *et al.* 2007; Forrester & Bauhus 2016). However, studying mixed coniferous forests in Canada, Lei *et al.* (2009) proposed that light complementarity between vertically structured canopies was responsible for the positive effect of structural heterogeneity observed on net growth. Concerning coniferous stands, a recent study conducted by Dănescu *et al.* (2016) on mountainous mixed forests also contradicts our findings: their authors found a positive effect of size inequality on stand productivity. Increased vertical stratification and crown plasticity were the two mechanisms assumed to underpin the positive relationship. Studying triplets of mixed (two species only) and monospecific stands, Pretzsch & Schütze (2016) demonstrated higher productivity in mixed stands coupled to higher size asymmetry, canopy space filling and maximum stand density. Their results were dependent on species assemblage; increased light interception and light-use efficiency were the two mechanisms proposed to explain the observed overyielding. The relationships between size diversity and productivity therefore seem unclear and such differences in results between studies might in part be explained by methodological differences (del Río *et al.* 2015; Dănescu *et al.* 2016). First, studies control for different

abiotic and biotic variables, which impede comparisons. For instance, Dănescu *et al.* (2016) did not integrate mean stand diameter – a key index of development stage – in their models at the stand level. Contrary to ours, none of the studies mentioned tested the direct effect of the covariation between shade tolerance or other functional traits and size in their analysis. Second, the type of forest studied and species identity might also explain these differences. In a review of the processes driving diversity–productivity relationships, Forrester & Bauhus (2016) proposed that the effect of structural diversity might depend on the limiting resource: the effect would be beneficial for processes related to light but detrimental in stands where the limiting resource is not directly related to stand structure such as nutrient cycling. However, in our study, which included both shade-intolerant and shade-tolerant species, we demonstrated a negative effect of tree size inequality. Overall, these findings indicate that more research is needed to study the relationship between structural diversity and productivity on varying contexts and forest types, exploring size inequality as well as other components of structural diversity such as the spatial arrangement of trees (Forrester & Bauhus 2016).

Several authors considered the effect of shade tolerance diversity on productivity. For instance, Zhang *et al.* (2012) demonstrated that contrasting life-history traits greatly influenced productivity and that shade-tolerance variations within a community were responsible for most of this effect compared to other traits (N-fixation and growth habitat). Higher diversity in shade tolerance was also proposed as a potential explanation for a positive species diversity effect on production in a long-term simulation study (Morin *et al.* 2011), but the mechanism proposed in that case is probably more closely related to regeneration than growth: advanced regeneration of shade-tolerant species prevented production gaps from occurring in monospecific stands of shade-intolerant species. In contradiction with these findings, the diversity in shade tolerance did not impact productivity in our study. Several hypotheses can be proposed to explain this lack of effect: we controlled the species identity effect in our model, whereas this was not always done in other studies. The shade tolerance values we used were extracted from a worldwide analysis (Niinemets & Valladares 2006); hence they might not be adapted to a local study.

Here we showed that integrating the distribution of life traits and the distribution of sizes within a stand is crucial for a better understanding of diversity–productivity relationships. The magnitude of the effect of covariance between size inequality and shade tolerance was almost as great as the negative effect of size inequality (0.026 vs. 0.03). This result is in line with previous hypotheses (Kelty *et al.* 1992; Scherer-Lorenzen *et al.* 2005) that proposed that the combination of shade-tolerant species in the understory with shade-intolerant species in the canopy could increase the global productivity of a forest stand. In a study disentangling size-symmetric and size-asymmetric competition, Del Río *et al.* (2014) found evidence of complementarity effects in a two-species mixture, and in the few pairs of species analyzed this effect seems stronger for mixtures where a shade-intolerant species dominated a shade-tolerant species in terms of size, in agreement with our results. This phenomenon can be interpreted further by observing that shade-intolerant species usually present low light interception efficiency associated with high light use efficiency, whereas shade-tolerant species usually present high light interception efficiency associated with low light use efficiency (Messier *et al.* 1998b; Lusk *et al.* 2008; Jucker *et al.* 2014). This means that when shade-intolerant species are in the upper strata and shade-tolerant species are in the lower strata, the most common case in mixed stands (Kelty *et al.* 1992), both are able to grow well. The shade-intolerant species of the upper strata make the most of the limited amount of light resource they are able to capture, while the shade-tolerant species of the lower strata efficiently capture all the remaining light resource and use it for their own growth. Our results have major implications for studies dealing with productivity–biodiversity relationships

because a combination of the negative effects of a high Gini coefficient and a positive covariance were shown to cancel out the positive effect of species richness. These results could indicate that failing to account for these effects can lead to biasing the estimate of the species diversity effect.

IV.6 Conclusion

This study reinforced the consensus for a positive relationship between species diversity and productivity. It also made a significant contribution to the growing debate on the effect of tree size inequality on productivity by demonstrating the importance of the hierarchy of shade tolerance among tree sizes. Future studies on the effect of species diversity on productivity in forests need to explore how the size hierarchy of shade tolerance controls productivity and explore the mechanism underpinning this effect in greater detail.

IV.7 References

- Anten, N.P.R. & Hirose, T. (1999) Interspecific differences in above-ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall-grass meadow. *Journal of Ecology*, **87**, 583–597.
- Assmann, E. (1970) The principles of forest yield study. Studies in the organic production, structure, increment and yield of forest stands. *The principles of forest yield study. Studies in the organic production, structure, increment and yield of forest stands.*, 506.
- Attiwill, P.M. (1994) The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, **63**, 247–300.
- Baeten, L., Verheyen, K., Wirth, C., Bruelheide, H., Bussotti, F., Finér, L., Jaroszewicz, B., Selvi, F., Valladares, F., Allan, E., Ampoorter, E., Auge, H., Avăcăriei, D., Barbaro, L., Bărnoaiea, I., Bastias, C.C., Bauhus, J., Beinhoff, C., Benavides, R., Benneter, A., Berger, S., Berthold, F., Boberg, J., Bonal, D., Brüggemann, W., Carnol, M., Castagneyrol, B., Charbonnier, Y., Chečko, E., Coomes, D., Coppi, A., Dalmaris, E., Dănilă, G., Dawud, S.M., de Vries, W., De Wandeler, H., Deconchat, M., Domisch, T., Duduman, G., Fischer, M., Fotelli, M., Gessler, A., Gimeno, T.E., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Hantsch, L., Hättenschwiler, S., Hector, A., Hermy, M., Holland, V., Jactel, H., Joly, F.-X., Jucker, T., Kolb, S., Koricheva, J., Lexer, M.J., Liebergesell, M., Milligan, H., Müller, S., Muys, B., Nguyen, D., Nichiforel, L., Pollastrini, M., Proulx, R., Rabasa, S., Radoglou, K., Ratcliffe, S., Raulund-Rasmussen, K., Seiferling, I., Stenlid, J., Vesterdal, L., von Wilpert, K., Zavala, M. a., Zielinski, D. & Scherer-Lorenzen, M. (2013) A novel comparative research platform designed to determine the functional significance of tree species diversity in European forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **15**, 281–291.
- Bagnaresi, U., Giannini, R., Grassi, G., Minotta, G., Paffetti, D., Prato, E.P. & Placidi, a. M.P. (2002) Stand structure and biodiversity in mixed, uneven-aged coniferous forests in the eastern Alps. *Forestry*, **75**, 357–364.
- BAI, Y., WU, J., PAN, Q., HUANG, J., WANG, Q., LI, F., BUYANTUYEV, A. & HAN, X. (2007) Positive linear relationship between productivity and diversity: evidence from the Eurasian Steppe. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 1023–1034.
- Battaglia, M. & Sands, P.J. (1998) Process-based forest productivity models and their application in forest management. *Forest Ecology and Management*, **102**, 13–32.
- Belote, R.T., Prisley, S., Jones, R.H., Fitzpatrick, M. & de Beurs, K. (2011) Forest productivity and tree diversity relationships depend on ecological context within mid-Atlantic and Appalachian forests (USA). *Forest Ecology and Management*, **261**, 1315–1324.
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C. & Gégout, J.-C. (2011) Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, **479**, 517–520.
- Bielak, K., Dudzińska, M. & Pretzsch, H. (2014) Mixed stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst] can be more productive than monocultures. Evidence from over 100 years of observation of long-term experiments. *Forest Systems*, **23**, 573.

- Biging, G.S. & Dobbertin, M. (1992) A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. *Forest science*.
- Binkley, D., Campoe, O.C., Gspaltl, M., Forrester, D.I., Camargo, O., Gspaltl, M., Forrester, D.I., Campoe, O.C., Gspaltl, M. & Forrester, D.I. (2013) Light absorption and use efficiency in forests: Why patterns differ for trees and stands. *Forest Ecology and Management*, **288**, 5–13.
- Binkley, D., Stape, J.L., Bauerle, W.L. & Ryan, M.G. (2010) Explaining growth of individual trees: Light interception and efficiency of light use by Eucalyptus at four sites in Brazil. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1704–1713.
- Binkley, D., Stape, J.L. & Ryan, M.G. (2004) Thinking about efficiency of resource use in forests. *Forest Ecology and Management*, **193**, 5–16.
- De Boeck, H.J., Nijs, I., Lemmens, C.M.H.M. & Ceulemans, R. (2006) Underlying effects of spatial aggregation (clumping) in relationships between plant diversity and resource uptake. *Oikos*, **113**, 269–278.
- Bourdier, T., Cordonnier, T., Kunstler, G., Piedallu, C., Lagarrigues, G. & Courbaud, B. (2016) Tree Size Inequality Reduces Forest Productivity: An Analysis Combining Inventory Data for Ten European Species and a Light Competition Model (ed D Gomory). *PLOS ONE*, **11**, e0151852.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. (2008) Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, **96**, 18–34.
- Brunner, A. & Nigh, G. (2000) Light absorption and bole volume growth of individual Douglas-fir trees. *Tree physiology*, **20**, 323–332.
- Bugmann, H. & Cramer, W. (1998) Improving the behaviour of forest gap models along drought gradients. *Forest Ecology and Management*, **103**, 247–263.
- Buongiorno, J., Dahir, S., Lu, H.-C. & Lin, C.-R. (1994) Tree Size Diversity and Economic Returns in Uneven-Aged Forest Stands. *Forest science*, **40**, 83–103.
- Burnham, K.P. (2004) Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research*, **33**, 261–304.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotnick, N. (2011) Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1079–1087.
- Callaway, R.M. (1995) Positive interactions among plants. *Botanical Review*, **61**, 306–349.
- Campoe, O.C., Stape, J.L., Albaugh, T.J., Lee Allen, H., Fox, T.R., Rubilar, R. & Binkley, D. (2013a) Fertilization and irrigation effects on tree level aboveground net primary production, light interception and light use efficiency in a loblolly pine plantation. *Forest Ecology and Management*, **288**, 43–48.
- Campoe, O.C., Stape, J.L., Nouvellon, Y., Laclau, J.-P., Bauerle, W.L., Binkley, D. & Le Maire, G. (2013b) Stem production, light absorption and light use efficiency between dominant

- and non-dominant trees of *Eucalyptus grandis* across a productivity gradient in Brazil. *Forest Ecology and Management*, **288**, 14–20.
- Canham, C.D. (1989) Different Responses to Gaps Among Shade-Tolerant Tree Species. *Ecology*, **70**, 548–550.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D. a, Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S. & Naeem, S. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, **486**, 59–67.
- Cardinale, B.J., Matulich, K.L., Hooper, D.U., Byrnes, J.E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O'Connor, M.I. & Gonzalez, A. (2011) The functional role of producer diversity in ecosystems. *American journal of botany*, **98**, 572–92.
- Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Duffy, J.E., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M. & Jouseau, C. (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, **443**, 989–92.
- Caspersen, J.P. & Pacala, S.W. (2001) Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research*, **16**, 895–903.
- Caspersen, J.P., Vanderwel, M.C., Cole, W.G. & Purves, D.W. (2011) How stand productivity results from size- and competition-dependent growth and mortality. *PloS one*, **6**, e28660.
- Chapin, F.S., Matson, P. a & Mooney, H. a. (2002) *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*.
- Chen, H. & Klinka, K. (2003) Are mixed-species stands more productive than single-species stands: an empirical test of three forest types in British Columbia and Alberta. *Canadian journal of forest R*, **33**, 1227–1237.
- Chisholm, R.A., Muller-Landau, H.C., Abdul Rahman, K., Bebber, D.P., Bin, Y., Bohlman, S.A., Bourg, N.A., Brinks, J., Bunyavejchewin, S., Butt, N., Cao, H., Cao, M., Cárdenas, D., Chang, L.W., Chiang, J.M., Chuyong, G., Condit, R., Dattaraja, H.S., Davies, S., Duque, A., Fletcher, C., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Hao, Z., Harrison, R.D., Howe, R., Hsieh, C.F., Hubbell, S.P., Itoh, A., Kenfack, D., Kiratiprayoon, S., Larson, A.J., Lian, J., Lin, D., Liu, H., Lutz, J.A., Ma, K., Malhi, Y., McMahan, S., Mcshea, W., Meegaskumbura, M., Mohd. Razman, S., Morecroft, M.D., Nytch, C.J., Oliveira, A., Parker, G.G., Pulla, S., Punchi-Manage, R., Romero-Saltos, H., Sang, W., Schurman, J., Su, S.H., Sukumar, R., Sun, I.F., Suresh, H.S., Tan, S., Thomas, D., Thomas, S., Thompson, J., Valencia, R., Wolf, A., Yap, S., Ye, W., Yuan, Z. & Zimmerman, J.K. (2013) Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests (ed D Coomes). *Journal of Ecology*, **101**, 1214–1224.
- Condés, S., Del Rio, M. & Sterba, H. (2013) Mixing effect on volume growth of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* is modulated by stand density. *Forest Ecology and Management*, **292**, 86–95.
- Cordonnier, T. & Kunstler, G. (2015) The Gini index brings asymmetric competition to light. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **17**, 1–9.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P. & van den Belt, M. (1997) The value

- of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387**, 253–260.
- Courbaud, B., de Coligny, F. & Cordonnier, T. (2003) Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agricultural and Forest Meteorology*, **116**, 1–18.
- Courbaud, B., Lafond, V., Lagarrigues, G., Vieilledent, G., Cordonnier, T., Jabot, F. & de Coligny, F. (2015) Applying ecological model evaluation: Lessons learned with the forest dynamics model Samsara2. *Ecological Modelling*, **314**, 1–14.
- Dagum, C. (1997) A new approach to the decomposition of the Gini income inequality ratio. *Empirical Economics*, **22**, 515–531.
- Damgaard, C. & Weiner, J. (2000) DESCRIBING INEQUALITY IN PLANT SIZE OR FECUNDITY. *Ecology*, **81**, 1139–1142.
- Dănescu, A., Albrecht, A.T. & Bauhus, J. (2016) Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. *Oecologia*, **4**, 319–341.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646–655.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, T.M. (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 20684–20689.
- Duduman, G. (2011) A forest management planning tool to create highly diverse uneven-aged stands. *Forestry*, **84**, 301–314.
- Duncker, P.S., Raulund-Rasmussen, K., Gundersen, P., Katzensteiner, K., De Jong, J., Ravn, H.P., Smith, M., Eckmüllner, O. & Spiecker, H. (2012) How Forest Management affects Ecosystem Services, including Timber Production and Economic Return: Synergies and Trade-Offs. *Ecology and Society*, **17**, art50.
- Fahey, R.T., Fotis, A.T. & Woods, K.D. (2015) Quantifying canopy complexity and effects on productivity and resilience in late-successional hemlock–hardwood forests. *Ecological Applications*, **25**, 834–847.
- Fichtner, A., Forrester, D.I., Härdtle, W., Sturm, K. & von Oheimb, G. (2015) Facilitative-Competitive Interactions in an Old-Growth Forest: The Importance of Large-Diameter Trees as Benefactors and Stimulators for Forest Community Assembly (ed KO Reinhart). *PLOS ONE*, **10**, e0120335.
- Forrester, D.I. (2013) The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *Forest Ecology and Management*, **312**, 282–292.
- Forrester, D.I. & Albrecht, A.T. (2014) Light absorption and light-use efficiency in mixtures of *Abies alba* and *Picea abies* along a productivity gradient. *Forest Ecology and Management*, **328**, 94–102.
- Forrester, D.I. & Bauhus, J. (2016) A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. *Current Forestry Reports*, 45–61.
- Forrester, D.I., Collopy, J.J., Beadle, C.L. & Baker, T.G. (2013) Effect of thinning, pruning and

nitrogen fertiliser application on light interception and light-use efficiency in a young *Eucalyptus nitens* plantation. *Forest Ecology and Management*, **288**, 21–30.

Forrester, D.I. & Tang, X. (2015) Analysing the spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests and the effects of stand density using the 3-PG model. *Ecological Modelling*, **319**, 233–254.

Gadow, K., Zhang, C.Y., Wehenkel, C., Pommerening, A., Corral-rivas, J., Korol, M., Myklush, S., Hui, G.Y., Kiviste, A. & Zhao, X.H. (2012) *Continuous Cover Forestry* (eds T Pukkala and K von Gadow). Springer Netherlands, Dordrecht.

Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, C.D., Mikusiński, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F., Moen, J. & Bengtsson, J. (2013) Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, **4**, 1340.

Gao, T., Hedblom, M., Emilsson, T. & Nielsen, A.B. (2014) The role of forest stand structure as biodiversity indicator. *Forest Ecology and Management*, **330**, 82–93.

Geber, M.A. (1989) Interplay of Morphology and Development on Size Inequality: A Polygonum Greenhouse Study. *Ecological Monographs*, **59**, 267–288.

Gove, J.H., Patil, G.P. & Taillie, C. (1995) A mathematical programming model for maintaining structural diversity in uneven-aged forest stands with implications to other formulations. *Ecological Modelling*, **79**, 11–19.

Grace, J.B., Anderson, T.M., Seabloom, E.W., Borer, E.T., Adler, P.B., Harpole, W.S., Hautier, Y., Hillebrand, H., Lind, E.M., Pärtel, M., Bakker, J.D., Buckley, Y.M., Crawley, M.J., Damschen, E.I., Davies, K.F., Fay, P.A., Firn, J., Gruner, D.S., Hector, A., Knops, J.M.H., MacDougall, A.S., Melbourne, B.A., Morgan, J.W., Orrock, J.L., Prober, S.M. & Smith, M.D. (2016) Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature*, 1–10.

Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. & Messier, C. (2010) Shade tolerance, canopy gaps and mechanisms of coexistence of forest trees. *Oikos*, **119**, 475–484.

Gspaltl, M., Bauerle, W., Binkley, D. & Sterba, H. (2013) Leaf area and light use efficiency patterns of Norway spruce under different thinning regimes and age classes. *Forest ecology and management*, **288**, 49–59.

Gu, L., Baldocchi, D.D., Wofsy, S.C., Munger, J.W., Michalsky, J.J., Urbanski, S.P. & Boden, T.A. (2003) Response of a deciduous forest to the Mount Pinatubo eruption: enhanced photosynthesis. *Science (New York, N.Y.)*, **299**, 2035–2038.

Guo, Z.-W., Li, H.-C. & Gan, Y.-L. (2006) Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) biodiversity and grassland ecosystems. *Insect Science*, **13**, 221–227.

Hantsch, L., Bien, S., Radatz, S., Braun, U., Auge, H. & Bruelheide, H. (2014) Tree diversity and the role of non-host neighbour tree species in reducing fungal pathogen infestation (ed P Thrall). *Journal of Ecology*, **102**, 1673–1687.

Hardiman, B., Bohrer, G., Gough, C. & Curtis, P. (2013) Canopy Structural Changes Following Widespread Mortality of Canopy Dominant Trees. *Forests*, **4**, 537–552.

- Hardiman, B.S., Bohrer, G., Gough, C.M., Vogel, C.S. & Curtisi, P.S. (2011) The role of canopy structural complexity in wood net primary production of a maturing northern deciduous forest. *Ecology*, **92**, 1818–27.
- Hector, A. (1999) Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science*, **286**, 1123–1127.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P.W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C.P.H., O'Donovan, G., Otway, S.J., Pereira, J.S., Prinz, A., Read, D.J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E.-D., Siamantziouras, A.-S.D., Spehn, E.M., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Woodward, F.I., Yachi, S. & Lawton, J.H. (1999) Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, **286**, 1123–1127.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A. (2005) EFFECTS OF BIODIVERSITY ON ECOSYSTEM FUNCTIONING: A CONSENSUS OF CURRENT KNOWLEDGE. *Ecological Monographs*, **75**, 3–35.
- Huston, M.A. (1997) Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, **110**, 449–460.
- Huston, M.A. (2000) No Consistent Effect of Plant Diversity on Productivity. *Science*, **289**, 1255a–1255.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B.J., Zavaleta, E.S. & Loreau, M. (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, **477**, 199–202.
- Ishii, H., Azuma, W. & Nabeshima, E. (2013) The need for a canopy perspective to understand the importance of phenotypic plasticity for promoting species coexistence and light-use complementarity in forest ecosystems. *Ecological Research*, **28**, 191–198.
- Jacob, M., Leuschner, C. & Thomas, F.M. (2010) Productivity of temperate broad-leaved forest stands differing in tree species diversity. *Annals of Forest Science*, **67**, 503–503.
- Jactel, H. & Brockerhoff, E.G. (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology letters*, **10**, 835–48.
- Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D. & Coomes, D.A. (2014) Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes (ed J Knops). *Ecology Letters*, **17**, 1560–1569.
- Jucker, T., Bouriaud, O. & Coomes, D.A. (2015) Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests (ed J Baltzer). *Functional Ecology*, **29**, 1078–1086.
- Kelty, M.J., Larson, B.C. & Oliver, C.D. (1992) *The Ecology and Silviculture of Mixed-Species Forests*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- King, D.A. (1991) Correlations Between Biomass Allocation, Relative Growth Rate and Light Environment in Tropical Forest Saplings. *Functional Ecology*, **5**, 485.

- Király, I. & Ódor, P. (2010) The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous–coniferous forests of Western Hungary. *Biological Conservation*, **143**, 2063–2069.
- Kirwan, L., Lüscher, A., Sebastià, M.T., Finn, J.A., Collins, R.P., Porqueddu, C., Helgadottir, A., Baadshaug, O.H., Brophy, C., Coran, C., Dalmannsdottir, S., Delgado, I., Elgersma, A., Fothergill, M., Frankow-Lindberg, B.E., Golinski, P., Grieu, P., Gustavsson, A.M., Höglind, M., Huguenin-Elie, O., Iliadis, C., Jorgensen, M., Kadziuliene, Z., Karyotis, T., Lunnan, T., Malengier, M., Maltoni, S., Meyer, V., Nyfeler, D., Nykanen-Kurki, P., Parente, J., Smit, H.J., Thumm, U. & Connolly, J. (2007) Evenness drives consistent diversity effects in intensive grassland systems across 28 European sites. *Journal of Ecology*, **95**, 530–539.
- Klopčič, M. & Boncina, A. (2011) Stand dynamics of silver fir (*Abies alba* Mill.)–European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests during the past century: a decline of silver fir? *Forestry*, **84**, 259–271.
- Knox, R., Peet, R. & Christensen, N. (1989) Population dynamics in loblolly pine stands: changes in skewness and size inequality. *Ecology*.
- Kohyama, T. & Takada, T. (2009) The stratification theory for plant coexistence promoted by one-sided competition. *Journal of Ecology*, **97**, 463–471.
- Kunstler, G., Albert, C.H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E. & Coomes, D. (2011) Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *Journal of Ecology*, **99**, 300–312.
- Lafond, V., Cordonnier, T. & Courbaud, B. (2015) Reconciling Biodiversity Conservation and Timber Production in Mixed Uneven-Aged Mountain Forests: Identification of Ecological Intensification Pathways. *Environmental Management*, 1118–1133.
- Lafond, V., Lagarrigues, G., Cordonnier, T. & Courbaud, B. (2013) Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Annals of Forest Science*, **71**, 173–186.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**, 299–305.
- Lan, G., Getzin, S., Wiegand, T., Hu, Y., Xie, G., Zhu, H. & Cao, M. (2012) Spatial Distribution and Interspecific Associations of Tree Species in a Tropical Seasonal Rain Forest of China (ed EP White). *PLoS ONE*, **7**, e46074.
- Lang, A.C., Härdtle, W., Bruehlheide, H., Kröber, W., Schröter, M., von Wehrden, H. & von Oheimb, G. (2011) Horizontal, but not vertical canopy structure is related to stand functional diversity in a subtropical slope forest. *Ecological Research*, **27**, 181–189.
- Lanta, V. & Lepš, J. (2005) Effect of functional group richness and species richness in manipulated productivity–diversity studies: a glasshouse pot experiment.
- Laurans, M., Hérault, B., Vieilledent, G. & Vincent, G. (2014) Vertical stratification reduces competition for light in dense tropical forests. *Forest Ecology and Management*, **329**, 79–88.
- Lei, X., Wang, W. & Peng, C. (2009) Relationships between stand growth and structural

- diversity in spruce-dominated forests in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, **39**, 1835–1847.
- Lexerød, N.L. & Eid, T. (2006) An evaluation of different diameter diversity indices based on criteria related to forest management planning. *Forest Ecology and Management*, **222**, 17–28.
- Liang, J., Buongiorno, J. & Monserud, R. a. (2005) Growth and yield of all-aged Douglas-fir – western hemlock forest stands: a matrix model with stand diversity effects. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 2368–2381.
- Liang, J., Buongiorno, J., Monserud, R. a., Kruger, E.L. & Zhou, M. (2007) Effects of diversity of tree species and size on forest basal area growth, recruitment, and mortality. *Forest Ecology and Management*, **243**, 116–127.
- Ligot, G., Ameztegui, A., Courbaud, B., Coll, L. & Kneeshaw, D. (2016) Tree light capture and spatial variability of understory light increase with species mixing and tree size heterogeneity. *Canadian Journal of Forest Research*, **46**, 968–977.
- Long, J.N. & Shaw, J.D. (2010) The influence of compositional and structural diversity on forest productivity. *Forestry*, **83**, 121–128.
- Loreau, M. (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, **91**, 3–17.
- Loreau, M. & Hector, A. (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, **412**, 72–76.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, a, Hooper, D.U., Huston, M. a, Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D. a. (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science (New York, N.Y.)*, **294**, 804–8.
- Lu, H., Mohren, G.M.J., den Ouden, J., Goudiaby, V. & Sterck, F.J. (2016) Overyielding of temperate mixed forests occurs in evergreen–deciduous but not in deciduous–deciduous species mixtures over time in the Netherlands. *Forest Ecology and Management*, **376**, 321–332.
- De Lucia, E.H., Drake, J.E., Thomas, R.B. & Gonzalez-Meler, M. (2007) Forest carbon use efficiency: Is respiration a constant fraction of gross primary production? *Global Change Biology*, **13**, 1157–1167.
- Lusk, C.H., Reich, P.B., Montgomery, R. a, Ackerly, D.D. & Cavender-Bares, J. (2008) Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in ecology & evolution*, **23**, 299–303.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F. & Lortie, C.J. (2009) Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, **97**, 199–205.
- le Maire, G., Nouvellon, Y., Christina, M., Ponzoni, F.J., Gonçalves, J.L.M., Bouillet, J.-P. & Laclau, J.-P. (2013) Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single- and mixed-species *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* plantations. *Forest Ecology and Management*, **288**, 31–42.
- Man, R. & Lieffers, V.J. (1999) Are mixtures of aspen and white spruce more productive than

single species stands? , **75**, 505–513.

Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S. & Dray, S. (2012) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients (ed M Zobel). *Journal of Vegetation Science*, n/a–n/a.

McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C. & Bauhus, J. (2005) Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Forest Ecology and Management*, **218**, 1–24.

Medlyn, B. (2004) A MAESTRO retrospective. *Forests at the land-atmosphere interface.*, pp. 105–123.

Messier, C., Parent, S. & Bergeron, Y. (1998a) Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 511–520.

Messier, C., Parent, S., Bergeron, Y., De, G. & Centre-ville, C.P.S. (1998b) Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 511–520.

Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B., Willig, M.R., Dodson, S.I. & Gough, L. (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, **82**, 2381–2396.

Monserud, R. a. & Sterba, H. (1996) A basal area increment model for individual trees growing in even- and uneven-aged forest stands in Austria. *Forest Ecology and Management*, **80**, 57–80.

Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M. & Bugmann, H. (2011) Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology letters*, **14**, 1211–9.

Niinemets, Ü. (2010) A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research*, **25**, 693–714.

Niinemets, Ü. & Valladares, F. (2006) Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, **76**, 521–547.

O'Hara, K.L., Hasenauer, H. & Kindermann, G. (2007) Sustainability in multi-aged stands: An analysis of long-term plenter systems. *Forestry*, **80**, 163–181.

Oliver, C.D. & Larson, B.C. (1996) *Forest Stand Dynamics* (ed NY Wiley).

Onoda, Y., Saluñga, J.B., Akutsu, K., Aiba, S., Yahara, T. & Anten, N.P.R. (2014) Trade-off between light interception efficiency and light use efficiency: implications for species coexistence in one-sided light competition (ed C Canham). *Journal of Ecology*, **102**, 167–175.

Pacala, S.W. & Deutschman, D.H. (1995) Details That Matter: The Spatial Distribution of Individual Trees Maintains Forest Ecosystem Function. *Oikos*, **74**, 357.

Paquette, A. & Messier, C. (2011) The effect of biodiversity on tree productivity: from

- temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 170–180.
- Piedallu, C. & Gégout, J.C. (2008) Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models. *Agricultural and Forest Meteorology*, **148**, 1696–1706.
- Piedallu, C., Gégout, J.-C.C., Perez, V. & Lebourgeois, F. (2013) Soil water balance performs better than climatic water variables in tree species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 470–482.
- Piedallu, C., Gu, J., Bruand, A. & Seynave, I. (2011) Mapping soil water holding capacity over large areas to predict the potential production of forest stands.
- Piggot, C.D. & Grime, J.P. (1980) Plant Strategies and Vegetation Processes. *The Journal of Ecology*, **68**, 704.
- Piotto, D. (2008) A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management*, **255**, 781–786.
- Pokharel, B. & Dech, J.P. (2012) Mixed-effects basal area increment models for tree species in the boreal forest of Ontario, Canada using an ecological land classification approach to incorporate site effects. *Forestry*, **85**, 255–270.
- Pommerening, a. (2002) Approaches to quantifying forest structures. *Forestry*, **75**, 305–324.
- Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P. & Mommer, L. (2012) Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, **193**, 30–50.
- Potvin, C., Mancilla, Lady, Buchmann, N., Monteza, J., Moore, T., Murphy, M., Oelmann, Y., Scherer-Lorenzen, M., Turner, B.L., Wilcke, W., Zeugin, F. & Wolf, S. (2011) An ecosystem approach to biodiversity effects: Carbon pools in a tropical tree plantation. *Forest Ecology and Management*, **261**, 1614–1624.
- Pretzsch, H. (2003) The elasticity of growth in pure and mixed stands of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Journal of forest science*, **49**, 491–501.
- Pretzsch, H. (2005a) Diversity and productivity in forests: evidence from long-term experimental plots. *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal systems*, **176**, 41–64.
- Pretzsch, H. (2005b) 3 Diversity and Productivity in Forests : Evidence from Long-Term Experimental Plots 3 . 1 Introduction : The Mixed Stands Issue –. *Ecological Studies Vol. 176*
- Pretzsch, H. (2010) *Forest Dynamics, Growth and Yield*. Springer Berlin.
- Pretzsch, H. (2014) Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*, **327**, 251–264.
- Pretzsch, H. & Biber, P. (2010) Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in central Europe. *Canadian Journal of Forest Research*, **40**, 370–384.
- Pretzsch, H., Block, J., Dieler, J., Dong, P.H., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H. & Zingg, A.

- (2010) Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science*, **67**, 712–712.
- Pretzsch, H., del Río, M., Ammer, C., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Dirnberger, G., Drössler, L., Fabrika, M., Forrester, D.I., Godvod, K., Heym, M., Hurt, V., Kurylyak, V., Löf, M., Lombardi, F., Matović, B., Mohren, F., Motta, R., den Ouden, J., Pach, M., Ponette, Q., Schütze, G., Schweig, J., Skrzyszewski, J., Sramek, V., Sterba, H., Stojanović, D., Svoboda, M., Vanhellemont, M., Verheyen, K., Wellhausen, K., Zlatanov, T. & Bravo-Oviedo, A. (2015) Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research*, **134**, 927–947.
- Pretzsch, H., del Río, M., Schütze, G., Ammer, C., Annighöfer, P., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Drössler, L., Fabrika, M., Forrester, D.I., Kurylyak, V., Löf, M., Lombardi, F., Matović, B., Mohren, F., Motta, R., den Ouden, J., Pach, M., Ponette, Q., Skrzyszewski, J., Sramek, V., Sterba, H., Svoboda, M., Verheyen, K., Zlatanov, T. & Bravo-Oviedo, A. (2016) Mixing of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) enhances structural heterogeneity, and the effect increases with water availability. *Forest Ecology and Management*, **373**, 149–166.
- Pretzsch, H. & Schütze, G. (2014) Size-structure dynamics of mixed versus pure forest stands. *Forest Systems*, **23**, 560.
- Pretzsch, H. & Schütze, G. (2016) Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands. *European Journal of Forest Research*, **135**, 1–22.
- Rackham, O. (2008) Ancient woodlands: modern threats. *New Phytologist*, **180**, 571–586.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M. & Walters, M.B. (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, S143–S164 ST – The evolution of plant functional .
- Reiss, J., Bridle, J.R., Montoya, J.M. & Woodward, G. (2009) Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 505–514.
- Ren, H., Yang, L. & Liu, N. (2008) Nurse plant theory and its application in ecological restoration in lower subtropics of China. *Progress in Natural Science*, **18**, 137–142.
- del Río, M., Condés, S. & Pretzsch, H. (2014a) Analyzing size-symmetric vs. size-asymmetric and intra- vs. inter-specific competition in beech (*Fagus sylvatica* L.) mixed stands. *Forest Ecology and Management*, **325**, 90–98.
- del Río, M., Pretzsch, H., Alberdi, I., Bielak, K., Bravo, F., Brunner, A., Condés, S., Ducey, M.J., Fonseca, T., von Lüpke, N., Pach, M., Peric, S., Perot, T., Souidi, Z., Spathelf, P., Sterba, H., Tijardovic, M., Tomé, M., Vallet, P. & Bravo-Oviedo, A. (2015) Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: review and perspectives. *European Journal of Forest Research*, 23–49.
- del Río, M., Schütze, G. & Pretzsch, H. (2014b) Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology*, **16**, 166–176.

Effet de l'inégalité des tailles sur la production en peuplements forestiers plurispécifiques

- Roscher, C., Schumacher, J., Gubsch, M., Lipowsky, A., Weigelt, A., Buchmann, N., Schmid, B. & Schulze, E.-D. (2012) Using plant functional traits to explain diversity-productivity relationships. *PloS one*, **7**, e36760.
- Ryan, M.G., Stape, J.L., Binkley, D., Fonseca, S., Loos, R. a., Takahashi, E.N., Silva, C.R., Silva, S.R., Hakamada, R.E., Ferreira, J.M., Lima, A.M.N., Gava, J.L., Leite, F.P., Andrade, H.B., Alves, J.M. & Silva, G.G.C. (2010) Factors controlling Eucalyptus productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1695–1703.
- Sapijanskas, J., Paquette, A., Potvin, C., Kunert, N. & Loreau, M. (2014) Tropical tree diversity enhances light capture through crown plasticity and spatial and temporal niche differences. *Ecology*, **95**, 2479–2492.
- Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D.D., Korner, C., Schulze, E.-D.D., Scherer-Lorenzen & Körner, C. (2005) Forest diversity and function. *Ecological Studies Vol. 176*, p. 399.
- Schütz, J.P. (2002) Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry*, **75**, 329–337.
- Schwenk, W.S., Donovan, T.M., Keeton, W.S. & Nunery, J.S. (2012) Carbon storage, timber production, and biodiversity: comparing ecosystem services with multi-criteria decision analysis. *Ecological Applications*, **22**, 1612–1627.
- Schwinning, S. (1996) Decomposition Analysis of Competitive Symmetry and Size Structure Dynamics. *Annals of Botany*, **77**, 47–57.
- Schwinning, S. & Weiner, J. (1998) Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, **113**, 447–455.
- Seiwa, K. (2007) Trade-offs Between Seedling Growth and Survival in Deciduous Broadleaved Trees in a Temperate Forest. *Annals of Botany*, **99**, 537–544.
- Smith, D.M., Larson, B.C., Kelty, M.J. & Ashton, P.M.. (1997) *The Practice of Silviculture. Applied Forest Ecology*. John Wiley & sons, inc.
- Soares, A.A.V., Leite, H.G., Souza, A.L. de, Silva, S. /ricardo, Lourenço, H.M. & Forrester, D.I. (2016) Increasing stand structural heterogeneity reduces productivity in Brazilian Eucalyptus monoclonal stands. *Forest Ecology and Management*, **373**, 26–32.
- Stachowicz, J.J. (2001) Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities. *BioScience*, **51**, 235.
- Stape, J.L., Binkley, D., Ryan, M.G., Fonseca, S., Loos, R.A., Takahashi, E.N., Silva, C.R., Silva, S.R., Hakamada, R.E., Ferreira, J.M. de A., Lima, A.M.N., Gava, J.L., Leite, F.P., Andrade, H.B., Alves, J.M., Silva, G.G.C. & Azevedo, M.R. (2010) The Brazil Eucalyptus Potential Productivity Project: Influence of water, nutrients and stand uniformity on wood production. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1684–1694.
- Staudhammer, C.L. & LeMay, V.M. (2001) Introduction and evaluation of possible indices of stand structural diversity. *Canadian Journal of Forest Research*, **31**, 1105–1115.
- Thomas, S.C. & Weiner, J. (1989) Including competitive asymmetry in measures of local interference in plant populations. *Oecologia*, **80**, 349–355.

Effet de l'inégalité des tailles sur la production en peuplements forestiers plurispécifiques

- Tilman, D., Reich, P.B. & Isbell, F. (2012) Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 10394–10397.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. & Lehman, C. (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science (New York, N.Y.)*, **294**, 843–5.
- Toigo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J.D., Piedallu, C. & Courbaud, B. (2015) Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology*, **103**, 502–512.
- Trouvé, R. (2011) *Possibilités D'actions Sur La Structure de Peuplements Adultes*.
- Turc, L. (1961) Estimation of irrigation water requirements, potential evapotranspiration: A simple climatic formula evolved up to date. *Journal of Annual agronomy*, **12**, 13–14.
- Valbuena, R. (2015) Forest structure indicators based on tree size inequality and their relationships to airborne laser scanning. *Dissertationes Forestales*, 1.
- Valbuena, R., Packalén, P., Martí'n-Fernández, S. & Maltamo, M. (2012) Diversity and equitability ordering profiles applied to study forest structure. *Forest Ecology and Management*, **276**, 185–195.
- Valbuena, R., Packalen, P., Mehtätalo, L., García-Abril, A. & Maltamo, M. (2013) Characterizing forest structural types and shelterwood dynamics from Lorenz-based indicators predicted by airborne laser scanning. *Canadian Journal of Forest Research*, **43**, 1063–1074.
- Valladares, F. & Niinemets, Ü. (2008) Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 237–257.
- Vallet, P., Dhôte, J.-F., Moguédec, G. Le, Ravart, M. & Pignard, G. (2006) Development of total aboveground volume equations for seven important forest tree species in France. *Forest Ecology and Management*, **229**, 98–110.
- Vallet, P. & Pérot, T. (2011) Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *Journal of Vegetation Science*, **22**, 932–942.
- Varga, P., Chen, H.Y. & Klinka, K. (2005) Tree-size diversity between single- and mixed-species stands in three forest types in western Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 593–601.
- Verheyen, K., Vanhellemont, M., Auge, H., Baeten, L., Baraloto, C., Barsoum, N., Bilodeau-Gauthier, S., Bruelheide, H., Castagneyrol, B., Godbold, D., Haase, J., Hector, A., Jactel, H.H., Koricheva, J., Loreau, M., Mereu, S., Messier, C., Muys, B., Nolet, P., Paquette, A., Parker, J., Perring, M., Ponette, Q., Potvin, C., Reich, P., Smith, A., Weih, M. & Scherer-Lorenzen, M. (2016) Contributions of a global network of tree diversity experiments to sustainable forest plantations. *Ambio*, **45**, 29–41.
- Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., Haase, J., Kunstler, G., Schelhaas, M. & Trasobares, A. (2013) Disentangling Biodiversity and Climatic Determinants of Wood Production (ed LA Newsom). *PLoS ONE*, **8**, e53530.

- Vilà, M., Inchausti, P., Vayreda, J., Barrantes, O., Gracia, C., Ibáñez, J.J. & Mata, T. (2005) Confounding factors in the observed productivity-diversity relationship in forests. , **176**, 65–86.
- Vilà, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibáñez, J.J., Mata, T. & Obón, B. (2007) Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology letters*, **10**, 241–50.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.
- Weiner, J. (1985) Size Hierarchies in Experimental Populations of Annual Plants. *Ecology*, **66**, 743–752.
- Weiner, J. (1990) Asymmetric competition in plant populations. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, **5**, 360–364.
- Whittaker, R.J. (2010) Meta-analyses and mega-mistakes: Calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship. *Ecology*, **91**, 2522–2533.
- Wykoff, W.R. (1990) A Basal Area Increment Model for Individual Conifers in the Northern Rocky Mountains. *Forest Science*, **36**, 1077–1104.
- Xiao, X., White, E.P., Hooten, M.B. & Durham, S.L. (2011) On the use of log-transformation vs. nonlinear regression for analyzing biological power laws. *Ecology*, **92**, 1887–1894.
- Zeide, B. (1985) Tolerance and self-tolerance of trees. *Forest Ecology and Management*, **13**, 149–166.
- Zhang, Y. & Chen, H.Y.H. (2015) Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass. *Journal of Ecology*, n/a–n/a.
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H. & Reich, P.B. (2012) Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, **100**, 742–749.

IV.8 Supplementary material

IV.8.1 S1 Appendix: Description of the French National Geographic Agency data and climatic data

Identique à celle présentée dans le chapitre précédent.

IV.8.2 S 2 Appendix : P-values from the model

Variables	Estimates	std.error	statistic	p-value	lower CI	upper CI	significance
<i>P_Quercus_Petraea</i>	-2.124E-01	2.133E-02	-9.948E+00	3.204E-23	-2.342E-01	-1.705E-01	***
<i>P_Fagus_sylvatica</i>	-4.765E-02	5.409E-02	-8.810E-01	3.783E-01	-1.537E-01	5.838E-02	
<i>P_Quercus_Robur</i>	-6.918E-02	2.745E-02	-2.521E+00	1.173E-02	-1.230E-01	-1.518E-02	*
<i>P_Pinus_sylvestris</i>	-3.137E-01	4.663E-02	-6.728E+00	1.802E-11	-4.051E-01	-2.223E-01	***
<i>P_Carpinus_betulus</i>	1.285E-02	4.576E-02	2.809E-01	7.788E-01	-7.684E-02	1.025E-01	
<i>P_Abies_alba</i>	7.428E-01	6.152E-02	1.207E+01	2.310E-33	6.222E-01	8.634E-01	***
<i>P_Castanea_sativa</i>	2.707E-01	3.314E-02	8.168E+00	3.463E-16	2.058E-01	3.357E-01	***
<i>P_Quercus_pubescentis</i>	-8.810E-01	3.672E-02	-2.399E+01	4.304E-124	-9.530E-01	-8.091E-01	***
<i>P_Picea_abies</i>	5.950E-01	6.371E-02	9.339E+00	1.151E-20	4.701E-01	7.199E-01	***
<i>P_Fraxinus_excelsior</i>	1.437E-01	4.014E-02	3.581E+00	3.438E-04	6.506E-02	2.224E-01	***
<i>P_Betula_pendula</i>	2.396E-01	5.841E-02	4.101E+00	4.139E-05	1.251E-01	3.541E-01	***
<i>P_Acer_pseudoplatanus</i>	8.074E-01	7.651E-02	1.055E+01	6.525E-26	6.574E-01	9.574E-01	***
<i>P_Angiosperm_Intolerant</i>	3.829E-01	4.302E-02	8.902E+00	6.343E-19	2.986E-01	4.672E-01	***
<i>P_Angiosperm_Tolerant</i>	-2.836E-01	3.772E-02	-7.519E+00	5.958E-14	-3.575E-01	-2.097E-01	***
<i>P_Gymnosperm_Intolerant</i>	-6.183E-01	5.750E-02	-1.075E+01	7.792E-27	-7.310E-01	-5.056E-01	***
<i>P_Gymnosperm_Tolerant</i>	1.298E+00	8.661E-02	1.498E+01	2.913E-30	1.128E+00	1.467E+00	***
WB	1.301E-01	5.908E-03	2.202E+01	2.975E-103	1.185E-01	1.417E-01	***
SGDD	3.273E-02	7.731E-03	4.234E+00	2.318E-03	1.758E-02	4.788E-02	***
logG	5.737E-01	7.773E-03	7.381E+01	0.000E+00	5.585E-01	5.889E-01	***
QMD	-5.301E-01	1.101E-02	-4.815E+01	0.000E+00	-5.517E-01	-5.085E-01	***
SpRich	4.939E-02	7.326E-03	6.742E+00	1.636E-11	3.503E-02	6.375E-02	***
Gini	-2.983E-02	8.109E-03	-3.678E+00	2.357E-04	-4.572E-02	-1.393E-02	***
covGSh	-2.637E-02	1.265E-02	-2.084E+00	3.715E-02	-5.117E-02	-1.571E-03	*
ShMean	-4.650E-02	2.689E-02	-1.729E+00	8.378E-02	-9.920E-02	6.207E-03	°
Fdis	4.687E-03	6.535E-03	7.172E-01	4.732E-01	-8.122E-03	1.750E-02	

V _ Discussion générale et synthèse

V.1 Mise en perspective des résultats

En peuplements purs, la revue de littérature présentée en discussion du chapitre 2 met en évidence une convergence des résultats. Les auteurs soulignent pour la plupart des effets négatifs de l'hétérogénéité des tailles sur la production avec quelques rares études ne montrant pas d'effet. Ce travail de thèse nous a permis de confirmer l'effet négatif ou neutre de l'hétérogénéité des tailles sur la production dans les peuplements purs et donc de valider notre première hypothèse de travail (H1). En revanche, malgré le fait d'avoir travaillé sur dix espèces différentes, nous n'avons pas été en mesure de démontrer que l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production dans les peuplements purs est lié à l'indice de tolérance à l'ombre des espèces (H2).

Toutefois, lorsque l'on s'intéresse aux peuplements mélangés, il est beaucoup plus difficile de trouver un consensus entre les différentes études. Des effets négatifs, neutres ou même positifs ont été retrouvés par les différents auteurs s'intéressant à l'effet de la diversité des tailles sur la production. Dans notre étude sur les peuplements mélangés, l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production est globalement négatif ce qui valide notre troisième hypothèse (H3). La diversité de tolérance à l'ombre à elle seule ne semble pas influencer la production des peuplements forestiers dans notre étude et nous devons donc rejeter notre quatrième hypothèse (H4.1). Cependant, nous avons pu démontrer un effet positif sur la production de la covariation entre tolérance à l'ombre et taille des individus. Cette production se retrouve en effet augmentée lorsque la covariation entre tolérance à l'ombre et taille des individus est négative au sein du peuplement. Ceci valide ainsi notre dernière hypothèse de travail (H4.2) (cf. Fig. 18).

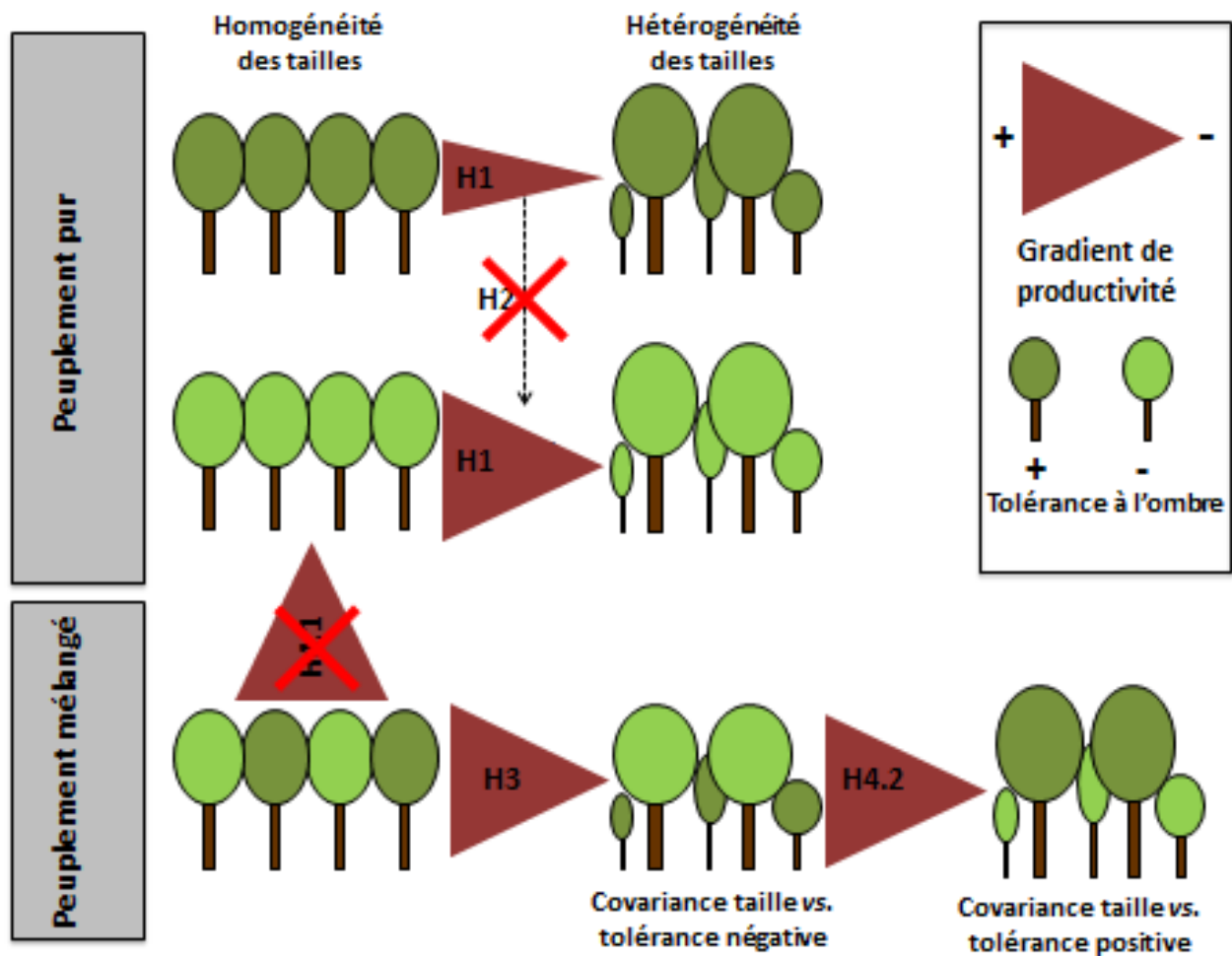


Figure 18: Schéma de bilan de thèse. Représentation des hypothèses testées qui ont été validées et de celles qui ne l'ont pas été (barrées d'une croix rouge)

Comme nous l'avons évoqué précédemment, les résultats en peuplements mélangés ne vont à l'heure actuelle pas tous dans la même direction. Nous allons donc, dans un premier temps, tenter de comprendre ce qui distingue ces différentes études et qui pourrait donc être à l'origine de ces divergences de résultats. Ensuite nous reviendrons sur les mécanismes évoqués pour expliquer l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production avant de présenter les perspectives offertes par ce travail et notamment une étude de terrain qui a été initiée dans le cadre de cette thèse mais dont les résultats n'ont pas encore aboutis.

V.1.1 Différences méthodologiques

Une première explication possible à des différences de résultats entre études réside dans les écarts méthodologiques. La nature et l'origine des données contraignent parfois les auteurs dans leurs possibilités d'analyses. Les données d'inventaires forestiers ont par exemple l'avantage d'être nombreuses et souvent bien réparties géographiquement dans la région étudiée mais présentent aussi souvent l'inconvénient de relever un nombre restreint de variables qui contraignent les auteurs à se limiter à celles-ci. Par exemple, l'absence d'informations sur les caractéristiques des houppiers dans les données IGN limite les

possibilités d'analyse fine de l'effet de la compétition et de l'occupation de l'espace par les différents arbres et espèces (voir Jucker et al. 2015). Sur un autre registre, l'absence de données de hauteurs sur de nombreux arbres, que nous avons compensées par l'utilisation d'allométries permettant de déduire la hauteur à partir du diamètre pour ces arbres, introduit des incertitudes supplémentaires dans les analyses.

Dans d'autres cas, certaines variables qui nous semblent pourtant incontournables pour l'étude du fonctionnement d'un peuplement forestier et accessibles ne sont pas prises en compte par certains auteurs. Plusieurs études ont montré l'importance du stade de développement, de l'âge ou du stade de succession dans l'analyse des effets de la diversité sur la productivité (Lasky et al. 2014 ; Zhang et al. 2012). Si l'âge est en général difficilement accessible, dans toutes les études il est possible de contrôler le stade de développement en calculant une hauteur moyenne, un diamètre moyen ou un diamètre moyen quadratique par exemple. Danescu et al. (2016) n'ont par exemple pas contrôlé le stade de développement dans leur analyse, ce qui rend difficile la comparaison des peuplements entre eux. De la même manière, la densité du peuplement (ex. nombre d'arbres, surface terrière) influence grandement sa production et celle-ci peut être supérieure dans les peuplements mélangés par rapport aux des peuplements purs (Pretzsch et Schütze 2016) modulant potentiellement les résultats de l'effet de l'hétérogénéité des tailles.

Toujours sur un versant méthodologique, on peut ici souligner l'importance du choix des indices utilisés. Nous avons retenu le coefficient de Gini, qui a été montré par plusieurs études comme étant l'un des plus performants pour détecter des changements dans la structure des tailles. Certains auteurs ont par le passé utilisé d'autres indices, tels l'indice de Shannon appliqué aux tailles (Gove, Patil & Taillie 1995), le coefficient de variation (Lang *et al.* 2011), ou bien encore la skewness (Pretzsch & Schütze 2014). Une uniformisation de l'indice retenu, comme cela semble être le cas ces dernières années avec le coefficient de Gini, permettrait d'éliminer cette source de différences. Une autre solution dans ce domaine serait d'utiliser un même bouquet d'indices et de fournir les résultats statistiques pour tous les indices et non pas seulement pour celui qui fournit les meilleurs résultats.

Enfin, la dimension des placettes relativement réduite dans le cas des placettes d'inventaire forestiers (0.07 ha dans notre cas) mais peut aller jusqu'à un à plusieurs hectares quand les études sont réalisées sur des placettes de suivis à long terme (0.27 à 0.73 ha dans Dănescu et al. 2016) ? De telles différences de taille peuvent également influencer les résultats obtenus en raison de variations dans l'importance des effets de bordure. Dans le même ordre d'idée, l'échelle à laquelle est conduite l'étude peut influencer sur les résultats. Entre une étude de terrain qui s'intéresse à plusieurs petites placettes au sein d'un même massif forestier et une étude conduite à l'échelle d'une région ou d'un pays il est possible que des divergences de résultats soient observés et mettent en évidence des processus différents. Chisholm *et al.* (2013) ont ainsi montré que l'étude de la relation diversité-productivité varie considérablement en fonction de l'échelle considérée : la complémentarité des niches et l'effet d'échantillonnage domine à faible échelle alors que l'effet des gradients environnementaux sur la productivité prennent plus de pouvoir explicatif à une échelle plus importante. Ils montrent également que la relation entre diversité spécifique et productivité change en passant de l'échelle typique des inventaires forestiers (0.04 ha) à des échelles plus larges (0.25 à 1ha). On peut donc faire l'hypothèse que de tels changements sont également envisageables lorsque l'on s'intéresse à la relation entre hétérogénéité des tailles et production.

V.1.2 Divergences écologiques

Les différences de résultats entre les études s'étant intéressées à l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production peuvent également reposer sur des différences écologiques dans les peuplements étudiés.

Au sein d'une même zone biogéographique, des différences dans l'identité des espèces qui composent le peuplement peuvent également entraîner des réponses différentes de la production. L'étude menée dans le sud-ouest de l'Allemagne par Dănescu et al. (2016) qui met en évidence un effet positif de l'hétérogénéité des tailles s'intéresse à des peuplements dominés par trois espèces : le sapin, l'épicéa et le hêtre. Si ces espèces sont également présentes dans nos analyses, elles ne représentent en revanche pas des essences dominantes. Les autres espèces présentes dans nos données peuvent donc avoir des caractéristiques différentes, notamment en terme de tolérance à l'ombre et ainsi réagir différemment à un même changement de diversité des tailles. Nous avons toutefois essayé de contrôler au maximum les effets espèces dans nos deux analyses. Les différences de résultats ne devraient donc pas être liées à ce phénomène.

Dans notre étude nous nous sommes attachés à comparer l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production toutes choses étant égales par ailleurs. C'est-à-dire que nous avons contrôlé le stade de développement (diamètre quadratique moyen) et la densité des peuplements (surface terrière) dans nos analyses. Il semblerait que la densité puisse être naturellement plus élevée en peuplements mélangés par rapport aux peuplements purs du fait de ce que l'on nomme l'effet de *canopy packing*, c'est à dire une augmentation de la densité favorisée par la stratification verticale de la canopée et la présence d'espèce à forte plasticité phénotypique en mélange (ce *canopy packing* est présenté plus en détails dans la partie 2.2.3 de ce chapitre). Ceci pourrait expliquer le fait que les effets positifs de l'hétérogénéité des tailles sont plus facilement observés dans des peuplements plus denses et non gérés (Forrester & Bauhus 2016) si ces peuplements correspondent à des mélanges où les espèces les plus tolérantes à l'ombre sont en sous-étage.

Finalement, ces divergences de résultats entre les différentes études s'étant intéressé à l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production pourrait éventuellement s'expliquer par des conditions abiotiques différentes. Des différences en termes de sol et de climat et *in fine* en termes de niveau moyen de productivité sont à même d'influencer les relations de compétition entre arbres et ainsi impacter les relations entre diversité, hétérogénéité des tailles et productivité à l'échelle des peuplements. Les zones biogéographiques dans lesquelles sont réalisées les études où des différences de climat, d'identité des espèces ou de stratégies de vie peuvent être relevées semblent jouer un rôle important dans la nature des résultats obtenus. Cet effet a été mis en évidence à plusieurs reprises dans le cas des études portant sur la diversité des espèces : au Canada, l'effet de complémentarité est, par exemple, moins important en forêt tempérée, plus stable et productive qu'il ne l'est en forêt boréale, environnement plus stressant (Paquette & Messier 2011). De la même manière, l'intensité de cet effet de mélange diminue avec une augmentation de la productivité des placettes étudiées sur différents mélanges bispécifiques étudiés en France (Toïgo *et al.* 2015). A ce jour, aucune méta-analyse n'a été menée pour essayer d'intégrer des différences entre jeux de données dans l'analyse des effets de l'hétérogénéité des tailles sur la productivité.

La prise en compte de l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production dans l'étude de la relation diversité-productivité est un sujet qui a pris de l'importance ces dernières années.

Contrairement aux prévisions qui avaient été avancés par certains auteurs (Kelty *et al.* 1992; Pretzsch 2005a), les résultats ne sont pas aussi directs et concordants qu'ils pouvaient l'imaginer. Une synthèse des études menées par ce sujet, éventuellement par méta-analyse, nous permettrait de mieux comprendre les différents facteurs influençant cette relation.

V.2 Mécanismes mis en jeu

De nombreux mécanismes peuvent influencer la relation entre l'hétérogénéité des tailles et la production au sein d'un peuplement forestier. On peut citer entre autres la compétition pour les nutriments, la présence éventuelle de pathogènes et l'accès à l'eau (Forrester & Bauhus 2016). En réalité, tous les mécanismes capables d'influencer la relation diversité-productivité semblent à même d'influencer l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production. Cependant, la compétition pour la lumière joue un rôle primordial dans la dynamique forestière et la structuration en taille des peuplements du fait de la hauteur importante des arbres et de leur croissance sur de nombreuses années conduisant à une structuration en taille importante (phénomène de différenciation (Oliver & Larson 1996). Nous nous concentrerons donc sur la compétition pour ce facteur dans la suite de la discussion. L'utilisation du modèle de dynamique forestière Samsara2 (Courbaud *et al.* 2015) qui simule la compétition pour la lumière nous a permis de démontrer un effet négatif de l'hétérogénéité des tailles sur la production en surface terrière ainsi qu'en volume. Ce résultat, en cohérence avec notre analyse utilisant les données IGN, indique que la compétition pour la lumière joue certainement un rôle très important dans l'effet négatif de l'hétérogénéité des tailles sur la production. Dans cette partie, nous allons d'abord nous intéresser aux mécanismes d'acquisition de la lumière et à son utilisation par les arbres avant de discuter comment le principe de complémentarité pour la lumière peut également jouer un rôle pour expliquer nos résultats. Finalement, nous évoquerons les différents facteurs pouvant influencer l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production.

V.2.1 Acquisition et utilisation de la lumière

En peuplements purs, l'utilisation du modèle de dynamique forestière Samsara2 nous a permis de proposer des mécanismes pouvant expliquer nos résultats (Chapitre 2). Beaucoup de modèles de dynamique forestière reposent sur la quantité de radiations photosynthétiques actives absorbée par la canopée. La quantité de lumière interceptée par rapport à la lumière incidente varie entre les canopées (*Light Interception Efficiency* LIE en anglais). D'autre part, une fois cette lumière interceptée, son utilisation (conversion d'une quantité de lumière en biomasse) ne se fait pas toujours avec la même efficacité selon les individus ou les espèces. On parle alors d'efficacité d'utilisation de la lumière (*Light Use Efficiency*, LUE en anglais). Associée à la disponibilité totale en lumière, ces deux processus de capture et d'utilisation de la ressource se combinent dans ce que Binkley, Stape & Ryan (2004) appellent « équation de production écologique » :

$$GPP = \text{quantité de ressource} \\ * \text{proportion de ressource capturée} \\ * \text{efficacité d'utilisation de la ressource}$$

Où GPP est la production primaire brute.

Dans les simulations réalisées sur les peuplements forestiers purs de sapin, épicéa et hêtre avec le modèle Samsara2 nous avons montré que l'effet négatif de l'hétérogénéité des tailles était dû à une réduction de ces deux phénomènes : baisse de LIE et baisse de LUE. Il est intéressant de noter que cette baisse était de la même magnitude pour la LIE et la LUE. Plusieurs études ont montré qu'à l'échelle de l'arbre l'efficacité d'interception de la lumière atteint une asymptote à partir d'un certain âge dû au fait que la croissance de tout arbre atteint elle aussi une asymptote (Campoe *et al.* 2013a; b; le Maire *et al.* 2013; Gspaltl *et al.* 2013; Onoda *et al.* 2014). A l'échelle du peuplement, un effet négatif de l'hétérogénéité des tailles sur la LIE peut donc être interprété comme le fait que le gain d'interception des arbres les plus gros n'est pas compensé par la perte d'interception des arbres les plus petits. En effet, pour une placette de même surface terrière et même diamètre moyen, on peut interpréter une augmentation du coefficient de Gini par une plus grande différence de diamètre entre les arbres les plus gros et les arbres les plus petits de la placette.

Concernant l'efficacité d'utilisation de la lumière, le résultat obtenu peut paraître plus surprenant *a priori* du fait que ce mécanisme est plus physiologique que mécanique comme pour l'interception de la lumière. La littérature sur l'efficacité d'utilisation de la lumière en lien avec la taille des arbres est assez limitée et les résultats de différentes études menées parfois contradictoires. Dans le modèle Samsara2, l'équation de croissance stipule que l'accroissement annuel en surface terrière d'un arbre varie selon une fonction puissance du rayonnement intercepté. L'exposant de cette relation a été estimé à des valeurs inférieures à 1 dans la calibration réalisée sur des données de croissance d'épicéa et de sapin (Courbaud *et al.*, 2015). Le modèle représente donc une diminution de l'efficacité d'utilisation de la lumière avec l'augmentation de la taille des arbres. Ceci est en accord avec les résultats d'une étude menée sur une forêt naturelle (non gérée depuis plus de 150 ans) au Japon par Onoda *et al.* (2014). Les auteurs ont étudié le compromis existant entre LIE et LUE entre les différents arbres d'un peuplement mélangé comportant 24 espèces différentes. Ils mettent en évidence une baisse de la LUE avec la taille des arbres qui peut s'expliquer, selon eux, par trois facteurs différents. Le taux de saturation de la photosynthèse (quantité de lumière au-dessus duquel une plante n'est plus capable de transformer l'énergie reçue) serait atteint chez les arbres de grande taille qui reçoivent plus de lumière directe du soleil, lumière dont la densité de flux photosynthétiques est plus élevée, que les plus petits arbres. Deuxièmement, la lumière diffuse, qui est plus abondante sous la canopée, peut être utilisée de manière plus efficace pour la photosynthèse (Gu *et al.* 2003). Finalement, les plantes plus petites auraient des coûts de respiration plus faibles proportionnellement à leur taille. En effet, plus les arbres sont gros plus la quantité de ressources allouée à des tissus de maintien est importante (King 1991; Onoda *et al.* 2014). Le rapport entre le carbone assimilé par une plante utilisé pour son support et celui utilisé par sa croissance baisse ainsi avec la taille des individus (De Lucia *et al.* 2007). Ces résultats sont également en accord avec (Brunner & Nigh 2000) qui ont trouvé une LUE plus importante chez les arbres dominés par rapport aux arbres dominants dans un peuplement de Douglas âgé d'une cinquantaine d'année. Cependant, ces résultats sont en contradiction avec les résultats d'une série d'expérimentations menée sur ce sujet (Binkley *et al.* 2010; Forrester *et al.* 2013; Campoe *et al.* 2013a; b; le Maire *et al.* 2013; Gspaltl *et al.* 2013) qui mettent en évidence une augmentation de la LUE avec la taille des arbres. Ces études, bien que menées sur des espèces différentes, utilisent toutes le même modèle d'interception de la lumière MAESTRA (Medlyn 2004). Les expérimentations menées sur de très jeunes (6 ans) plantations clonales d'eucalyptus (Binkley *et al.* 2010; Campoe *et al.* 2013b) indiquent une augmentation de la

LUE très importante entre les plus petits et les plus grands arbres (0.9 à 2.4 fois selon que l'on passe du 20^e au 80^e quantile de taille des arbres). Des augmentations plus faibles sont trouvées pour les autres espèces étudiées : l'épicéa (Gspaltl *et al.* 2013), le pin à encens (*Pinus taeda*) (Campoe *et al.* 2013a). Les peuplements forestiers de ces études étaient en revanche beaucoup plus âgés : de 40 à 120 ans pour l'épicéa et environs 25 ans pour le pin à encens. Ces différences de résultats, en plus de la différence d'espèces étudiées pourraient traduire des difficultés d'enracinement et d'installation chez les jeunes arbres. Finalement, en utilisant toujours ce même modèle d'utilisation de la lumière, et sur une plantation différente d'Eucalyptus, (Forrester *et al.* 2013) ne trouve pas de lien entre la taille des arbres et la LUE sous différents traitements (fertilisation, coupe, élagage). Ces études ayant été conduite avec le même modèle, la sensibilité de la LUE à la taille peut dépendre de l'espèce considérée.

Il nous semble important de mener d'autres études sur le sujet dans une variété de conditions pour avoir plus de mesures in situ et d'utiliser différents modèles d'interception de la lumière afin de vérifier que ces résultats ne sont pas liés à des biais dans l'estimation des lumières interceptées.

V.2.2 Complémentarité pour la lumière

V.2.2.1 La lumière, une ressource à part

Les premières études s'intéressant à la possibilité de complémentarité entre espèces pour l'utilisation de la lumière ont eu tendance à appliquer des théories développées pour des ressources bien différentes telles que l'azote ou le carbone. Or la distribution, la répartition ou les mécanismes de stockage de ces éléments ont des caractéristiques bien différentes de ceux de la ressource lumière. La compétition pour les éléments du sol est souvent considérée comme proportionnelle à la taille des individus (*size-symmetric competition*) partant du principe que la part de nutriments prélevée par chaque individu est liée à sa taille (Weiner 1990). A l'inverse, la compétition pour la lumière est supposée non proportionnelle à la taille des individus (*size-asymmetric competition*) (Cordonnier & Kunstler 2015). Dans ce cas, les individus les plus gros obtiennent une part de la ressource disproportionnée par rapport à leur taille laissant aux plus petits une quantité de ressource très faible. Dans le cas de la lumière, il est assez aisé de se représenter le fait que, en plus d'avoir une couronne plus grande, les grands arbres font également de l'ombre aux arbres qu'ils dominent les privant ainsi d'une part importante de lumière (Schwinning & Weiner 1998). Le fait que la compétition pour la lumière soit asymétrique a des conséquences sur les relations qui se mettent en place entre espèces au sein d'un peuplement forestier, en favorisant une stratification des espèces avec un accès à la lumière des espèces de sous étage complètement conditionné par le développement de espèces dominantes.

V.2.2.2 Complémentarité structurée par la taille des individus

Dans un peuplement forestier étagé où l'hétérogénéité des tailles est importante, les espèces se répartissent le long d'un gradient vertical de disponibilité de la lumière. A l'âge adulte, la position de l'espèce dans la hiérarchie de la canopée est considéré comme un indicateur important de la stratégie de croissance et d'interception de la lumière de chaque espèce (Laurans *et al.* 2014). Différentes études ont ainsi montré que les espèces ayant une taille maximale importante, qui sont souvent les espèces dominant une canopée, sont

caractérisées par une faible densité du bois, un taux de croissance élevé et une croissance très sensible à la compétition pour la lumière (Gourlet-Fleury & Houllier, 2000; Rüger et al., 2012). Si l'on s'intéresse à la tolérance à l'ombre, la complémentarité qui existe entre des espèces tolérantes à l'ombre en sous-étage et des espèces intolérantes à l'ombre qui les dominent est évoquée depuis plusieurs décennies maintenant (Kelty *et al.* 1992) et citée dans de très anciennes études (dans Pretzsch 2005). Mais à l'heure actuelle, la quantification de cette complémentarité et son effet sur la production sont encore mal connues. Notre étude vient démontrer le fait que la covariation entre taille et tolérance à l'ombre, qui formalise ce principe d'organisation verticale de la canopée selon une hiérarchie décroissante de tolérance à l'ombre en allant vers le sommet de la canopée, a un effet positif sur la production des peuplements mélangés.

V.2.2.3 Lien avec le *packing effect* et la plasticité de la canopée

La distribution verticale des branches au sein de la canopée influence l'interception de la lumière, ce qui fait de la structure de la canopée un élément important pour la production des peuplements forestiers (Hardiman et al. 2011, 2013). Une étude récente (Pretzsch 2014) suggère que les peuplements mélangés seraient ainsi capables de mieux utiliser l'espace aérien comparés aux peuplements purs du fait de traits physiologiques et architecturaux complémentaires entre espèces du mélange permettant une distribution du feuillage plus homogène dans l'espace (*canopy packing*) (Ishii & Asano 2009; Longuetaud et al. 2013). Ce phénomène a été présenté dans plusieurs études comme une explication potentielle de l'augmentation de production des peuplements mélangés (Morin *et al.* 2011; Zhang *et al.* 2012). Les seuls exemples véritablement bien documentés reposent sur le mélange hêtre épicéa (Pretzsch & Schütze 20016; Dieler & Pretzsch 2013; Pretzsch 2014). La généralisation de ce mécanisme a été étudiée dernièrement par Jucker et al. (2015) qui ont montré que cette relation (augmentation de la productivité liée à une meilleure occupation de l'espace aérien en mélanges) restait valable dans une variété de forêts et de combinaisons d'espèces.

Cet effet de *packing* est expliqué principalement par deux mécanismes : la stratification verticale et la plasticité des couronnes (Pretzsch 2014; Sapijanskas et al. 2014, Jucker et al. 2015) (Fig.19). Ces deux mécanismes complémentaires sont à considérer lorsque l'on étudie l'effet du mélange sur la productivité. Nous avons, dans le cadre de notre étude, mis l'accent sur le premier des deux à savoir la stratification verticale du peuplement, voyons ce que la littérature nous dit sur le deuxième.

La plasticité des couronnes semble, d'après Jucker et al. (2015), le mécanisme le plus important en magnitude dans l'effet de *packing* mais ce résultat peut être influencé par la relative faiblesse de la diversité fonctionnelle dans cette étude ainsi que la structure des placettes étudiées. En effet, dans des plantations plus diversifiées Sapijanskas et al. (2014) soulignent eux l'importance de la stratification verticale dans le *packing*. Quoiqu'il en soit, Jucker et al. (2015) ont démontré une augmentation du volume de la couronne de 38% lié à des branches latérales plus longues et une couronne plus profonde en peuplement mélangé. Ce résultat est confirmé par Sapijanskas *et al.* (2014) qui montrent également un effet important de la plasticité de la couronne dans des plantations tropicales. Il semblerait donc qu'un volume de couronne augmenté soit la règle en peuplements mélangés.

D'autre part, en étudiant 42 triplets composés de placettes denses pures et de mélanges à deux espèces de pin sylvestre, épicéa, Douglas et hêtre, Pretzsch et Schütze (2016) ont

montré qu'en mélange, de nombreuses caractéristiques du peuplement peuvent différer d'un peuplement pur équivalent: nombre d'arbre maximum augmenté, inégalité des tailles plus importante, distribution des tailles des arbres modifiée qui résulte en un stock sur pied et une superficie des couronnes plus importants. Les auteurs démontrent que toutes ces caractéristiques résultent donc en une productivité augmentée liée à une plus forte densité maximale, une asymétrie des tailles plus importantes et enfin une occupation de la canopée plus importante.

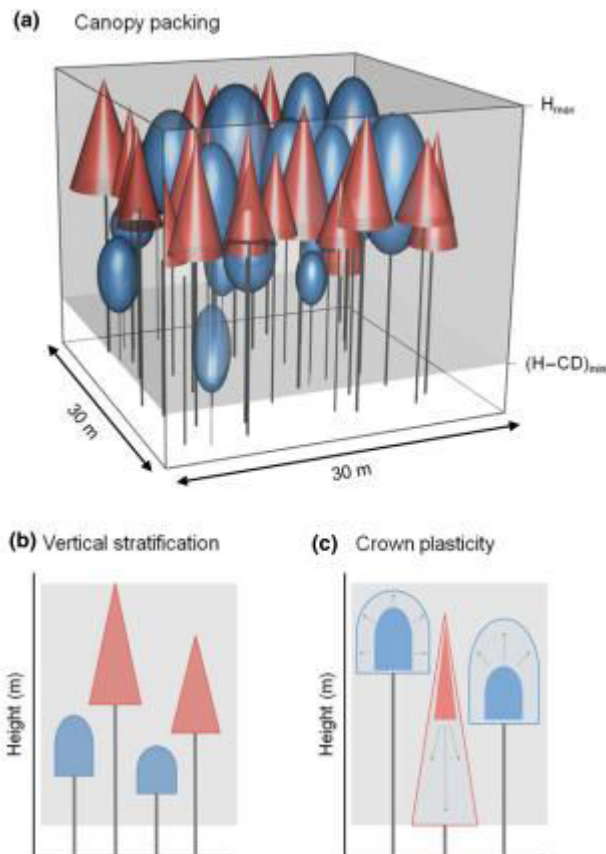


Figure 19: (a) Diagramme tiré de Jucker et al. (2015) représentant l'effet de *canopy packing* en peuplements mélangés en trois dimensions. Les forêts mélangées peuvent augmenter leur production *via* deux mécanismes (b) la stratification verticale, différentes espèces occupent des strates complémentaires, et/ou par (c) plasticité des couronnes, la baisse de compétition intraspécifique en peuplements mélangés permet aux arbres des différentes espèces d'augmenter la taille de leur couronne (Jucker et al. 2015).

Ce phénomène démontre un exemple concret de complémentarité des niches qui diminue la compétition pour la lumière. En effet, le fait pour des arbres d'investir dans une croissance en largeur de leur couronne est caractéristique d'une baisse de la compétition pour la lumière (Forrester & Albrecht 2014). Une forte compétition pour la lumière pousse plutôt les arbres à investir dans la croissance en hauteur au détriment du développement latéral de leur houppier. En outre, cette diminution latérale s'accompagne le plus souvent d'une augmentation de l'élagage naturel et donc d'une diminution de la longueur de houppier vivant. Il en résulte des houppiers très réduits (Lines et al. 2012).

V.3 Perspectives

V.3.1 Variabilité intraspécifique des traits et plasticité de la tolérance à l'ombre

L'utilisation des données de l'Inventaire Forestier National nous a conduits à faire des choix méthodologiques qui peuvent limiter la généralité de nos résultats. Tout d'abord, nous avons dû attribuer une valeur de tolérance à l'ombre par espèce sans tenir compte de la variabilité intraspécifique de cette tolérance. Bien que les espèces les plus tolérantes à l'ombre apparaissent comme étant moins plastiques que d'autres (Valladares & Niinemets 2008), il existe forcément des différences entre individus d'une même espèce. De plus au sein d'un même individu, entre branches de différents niveaux, des réponses différentes à une même quantité de lumière peuvent être observées. Des mesures de tolérance à l'ombre par individus semblent difficilement réalistes même sur une expérimentation de faible ampleur. En revanche des mesures de traits liés à la tolérance à l'ombre tels que la densité du bois ou la SLA (*specific leaf area*) (Valladares & Niinemets 2008) pourraient permettre dans le futur d'estimer une variation de tolérance à l'ombre entre les individus d'une même espèce. Cette variation pourrait ainsi affecter nos résultats sur la covariation entre tailles des arbres et tolérance à l'ombre car les variations de tolérance à l'ombre entre individus au sein d'une même espèce sont, elles-aussi, liées à la taille. En effet, la tolérance à l'ombre tend à diminuer au cours de la croissance d'un arbre. Ce mécanisme d'ontogénie de la tolérance à l'ombre a été démontré par des études physiologiques qui ont mis en évidence un investissement des plantes plus important vers des tissus de maintien au fur et à mesure de leur croissance en comparaison par rapport aux feuilles (tissus d'assimilation) (Delagrange et al. 2004). Ces résultats sont d'ailleurs confirmés par des données démographiques de suivi à long terme de sous-bois de forêts denses qui indiquent une probabilité de mortalité plus importante dans les classes de tailles les plus élevées (Kneeshaw et al. 2006).

De plus il nous semble pertinent d'étudier les relations LIE, LUE à l'échelle individuelle et à l'échelle du peuplement dans des peuplements de différents niveaux de mélange et d'hétérogénéité des tailles. Cela pourrait être fait par exemple en mettant en place des expérimentations par simulation qui permettraient de mieux séparer les effets structure des effets espèces et leurs conséquences sur les deux mécanismes liés à la lumière (LIE et LUE) ainsi que leurs conséquences sur la production. Cette approche se heurterait néanmoins à la limite des modèles dans la prise en compte de la plasticité phénotypique. Finalement, un dernier axe de perspective à notre étude reste le développement d'expérimentations par plantation (du type de celle développées par Forrester et Binkley pour l'Eucalyptus (Forrester *et al.* 2013; Binkley *et al.* 2013)) permettant de tester l'effet de l'inégalité des tailles dans des mélanges de différents types (au moins au stade juvénile).

V.3.2 Intérêt d'une approche de terrain

Dans un souci de compléter les résultats obtenus grâce à l'utilisation des données de l'Inventaire Forestier National (mesure de traits individuels, mesures de hauteurs et spatialisation des arbres), nous avons également souhaité dans le cadre de cette thèse développer une approche de terrain.

Une étude de terrain nous a semblé un complément intéressant à l'approche conduite avec les données IFN notamment pour pouvoir mieux étudier les points suivants :

- le facteur d'hétérogénéité des tailles : Une étude de terrain permet de contrôler davantage la gamme de variation des tailles étudiées et de minimiser les variations stationnelles et les conditions de mélange entre les différentes situations d'hétérogénéité. La variabilité intraspécifique des traits de vie associés à la tolérance à l'ombre : l'absence de toute mesure de traits dans les données que nous avons utilisées nous a poussé à avoir recours à des valeurs fixes par espèce de tolérance à l'ombre prises dans des tables internationales (Niinemets & Valladares 2006). Cependant, on sait que cette caractéristique physiologique varie d'un individu à l'autre au sein d'une même espèce. De plus, certains traits directement mesurables sur le terrain sont très liés à la tolérance à l'ombre des individus (SLA, densité du bois)(Valladares & Niinemets 2008). Une mesure de ces quelques traits clés sur un certain nombre d'individus pour chaque espèce dans les placettes étudiées permettrait donc d'estimer une variabilité intraspécifique des traits fonctionnels associés à la tolérance à l'ombre. L'utilisation de modèles d'équations structurales nous permettrait ensuite de définir ce que l'on appelle une variable latente⁴ de tolérance à l'ombre qui pourrait être calculée d'une part grâce aux traits fonctionnels mesurés sur le terrain et d'autre part grâce à la valeur de référence de chacune des espèces provenant de l'indice Niinemets & Valladares (2006).
- une approche à l'échelle individuelle en parallèle d'une approche par peuplement : les placettes mesurées sur le terrain peuvent inclure les coordonnées des arbres. Cela présente l'avantage de pouvoir localiser précisément les arbres ainsi que leurs voisins et donc de pouvoir par exemple calculer des indices de compétition à l'échelle de l'arbre (Biging & Dobbertin 1992) ou l'interception de la lumière individuelle de manière précise. Cette approche à l'échelle individuelle pourrait donc être complémentaire de l'approche à l'échelle de la placette (voir par exemple Kunstler et al. 2016) pour comprendre les mécanismes à l'origine des relations entre hétérogénéité des tailles et productivité.

Dans le cadre de ce travail de thèse j'ai pu collaborer à un projet du programme Biodiversité, Gestions Forestières et Politiques Publiques porté par Xavier Morin, CEFE Montpellier dont le titre est le suivant : « Diversité, stabilité et fonctionnement des écosystèmes : quelle ingénierie et quels mélanges pour l'adaptation au changement climatique, de la Provence aux Alpes du Nord (DISTIMACC) ». Ce projet vise à suivre sur le long terme des placettes de forêt réparties sur la région méditerranéo-alpine, région où se trouvent de nombreux types forestiers identifiés comme sensibles au changement climatique. DISTIMACC a deux objectifs scientifiques principaux (i) apporter de nouvelles connaissances sur l'effet de la diversité ligneuse sur la stabilité des écosystèmes forestiers, (ii) identifier les types de mélanges qu'il serait intéressant de maintenir ou de favoriser pour une meilleure adaptation des forêts aux changements climatiques dans les zones de montagne et méditerranéenne. Le partenaire

⁴ Variable latente : variable non observée mais dont on suppose que les variables mesurées reflètent les effets.

Discussion générale et synthèse

Irstea contribue à tester l'effet des mélanges et de l'hétérogénéité des tailles sur la production des peuplements et sa stabilité au cours du temps.

Bien que le projet soit plutôt centré sur le hêtre en mélange avec d'autres essences le long du gradient latitudinal, nous avons choisi de nous concentrer sur le mélange sapin/épicéa. Ce mélange est en effet le deuxième mélange résineux le plus important en France et le premier en montagne. Il a donc une importance particulière d'un point de vue économique et écologique. De plus, le modèle Samsara2 développé à Irstea Grenoble par Benoit Courbaud a été calibré de manière approfondie pour ces deux espèces.

Concernant le protocole d'échantillonnage, nous avons sélectionné des triplets de placettes, composés de deux placettes pures de chacune des deux espèces (la pureté étant définie comme une surface terrière de l'espèce concernée supérieure ou égale à 80% de la surface terrière totale de la placette) et une placette mélangée avec la proportion de chacune des espèces comprise entre 40 et 60% de la surface terrière totale (Fig. 20). Les variations de site (pédologie, altitude, exposition, etc...) sont minimisées entre les différentes placettes d'un triplet afin d'évaluer de manière la plus précise possible l'effet du mélange. Deux catégories de triplets ont été définies : des triplets avec des placettes ayant une forte hétérogénéité des tailles (Coefficient de Gini supérieur à 0.55) et des triplets avec des placettes ayant une faible hétérogénéité des tailles (Coefficient de Gini inférieur à 0.35).

Nos placettes sont divisées en deux cercles concentriques : le cœur et la zone tampon. Le cœur de la placette possède un rayon de 10 mètres, la zone tampon constitue la zone périphérique située entre 10 et 15 m de rayon du centre de la placette. Nous avons mesuré une série de variables dendrométriques sur tous les arbres ayant un diamètre à hauteur de poitrine supérieur à 7.5 cm sur chacune des placettes : hauteur, diamètre, coordonnées. Nous avons également prélevé une carotte sur chaque arbre situé dans le cœur de la placette pour obtenir les accroissements annuels sur une période minimale de 30 ans ainsi qu'une mesure de trait fonctionnel : la densité du bois. Nous disposons *in fine* de 30 placettes (5 triplets pour chaque catégorie de Gini) situées dans la forêt communale de Méaudre sur le plateau du Vercors.

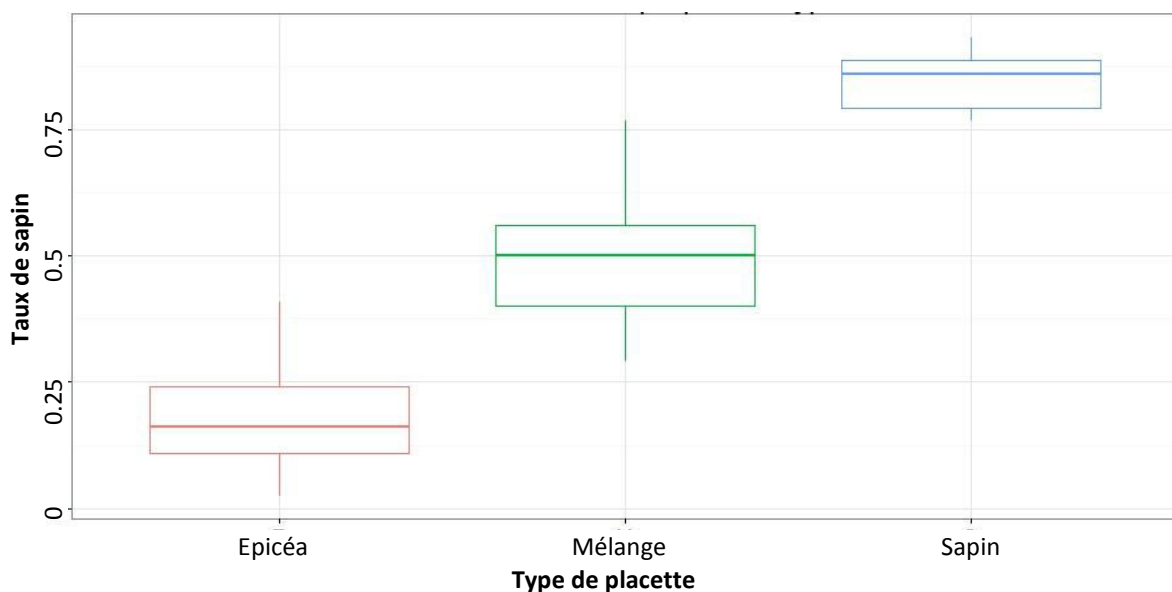


Figure 20: Représentation du taux de mélange pour les différentes modalités de traitement. Le taux de sapin est représenté pour les placettes dites « épicéa » (taux de sapin <20%), « mélange » (taux de sapin autour de 50%) et « sapin » (taux de sapin >80%).

Cependant, il s'est en réalité avéré très difficile d'estimer le coefficient de Gini par une observation rapide sur le terrain. Nous avons donc eu du mal à établir des triplets suffisamment contrastés entre modalité à faible et forte hétérogénéité. Les classes de Gini que nous avons défini comme cible pour étudier l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production ne résistent pas à l'analyse de nos données de terrain. Les placettes que nous avons sélectionnées ont, pour leur grande majorité, un coefficient de Gini situé entre 0.5 et 0.6 (Fig. 21). Le coefficient de Gini, dont nous avons vanté les mérites pour faire la distinction entre les structures forestières à posteriori, ne semble donc pas être facilement discernable sur le terrain.

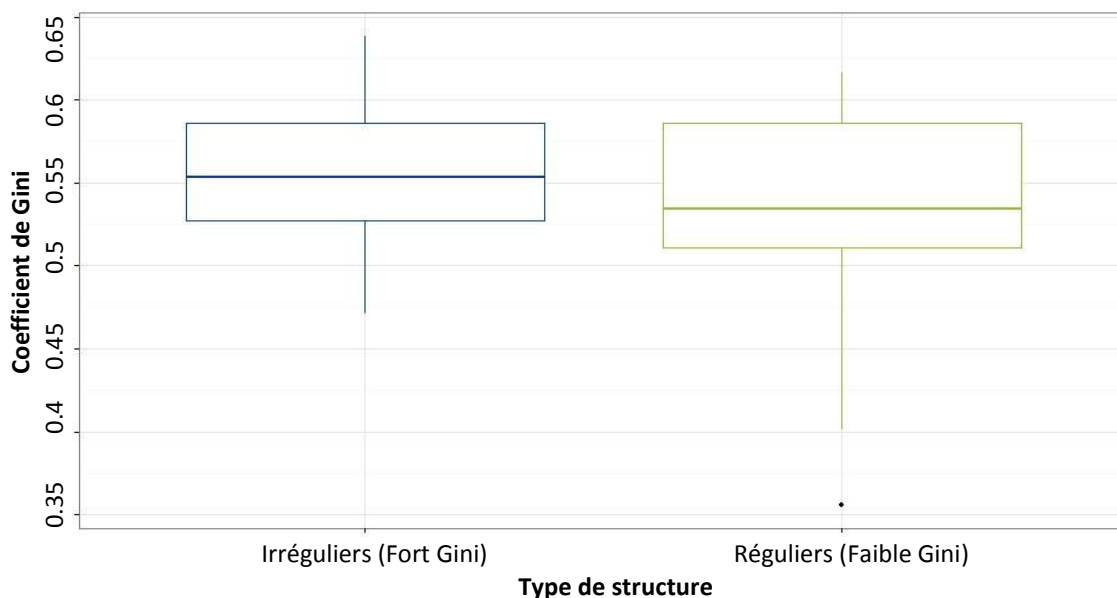


Figure 21: Représentation des coefficients de Gini des placettes de terrain sélectionnées en fonction du type de structure. Les triplets représentés en bleu sont censés représenter les triplets avec une forte hétérogénéité des tailles et les verts ceux avec une faible hétérogénéité des tailles.

Compte tenu des faibles différences de coefficient de Gini et des contraintes de temps pour finir ma thèse, nous avons choisi de ne pas investir plus de temps et d'effort dans ce dispositif pour le moment et j'ai donc focalisé mon travail sur l'analyse des données de l'Inventaire Forestier National. Cette étude de terrain, malgré le problème que nous venons d'évoquer reste intéressante notamment dans la perspective de l'étude du mélange sur la stabilité de la production sachant que nous avons une reconstitution de la croissance des arbres sur une durée de 30ans.

V.3.3 Stabilité et résilience d'une forêt sur le long terme

Nos résultats ont permis de développer une première approche de la relation entre hétérogénéité des tailles et production. Les données IFN ne représentent toutefois l'état d'un peuplement qu'à un moment donné. Notre étude ne prend donc pas en compte les

interactions complexes entre hétérogénéité des tailles et la dynamique forestière sur le moyen terme et le long terme. Une forêt naturelle suit un cycle sylvigénétique pendant laquelle le peuplement passe par différentes étapes allant d'un stade pionnier jusqu'à un stade climacique de forêt mature. Le cycle de développement d'une forêt gérée dépend en grande partie du système sylvicole mis en place. La sylviculture proche de la nature promeut par exemple les futaies irrégulières ou jardinées, ce qui a pour conséquence directe de maintenir un haut niveau d'hétérogénéité des tailles au sein des peuplements. Comme le démontrent nos résultats cette forte hétérogénéité n'a d'effet positif sur la production que si elle va de pair avec une structuration de la tolérance à l'ombre entre les individus. La question se pose ici de savoir si les efforts du gestionnaire pour maintenir une futaie irrégulière tout en veillant à la place des différentes espèces au sein de la canopée ne sont pas trop importants au regard du gain de productivité engendré : maintenir de force une essence de lumière dans l'étage dominant peut en effet s'avérer coûteux si cela nécessite de ne pas récolter des arbres déjà murs dans cette essence et au contraire de sacrifier des arbres plus jeunes d'une essence d'ombre venant les concurrencer.

De manière plus indirecte, la structure irrégulière d'un peuplement peut favoriser d'autres processus nécessaires à la stabilité de la production d'une forêt sur le long terme. En premier lieu, l'accès à la lumière comme nous l'avons vu est facilité dans un peuplement à forte hétérogénéité des tailles ce qui a pour conséquence de faciliter le processus de régénération. Cette hétérogénéité des tailles va, de plus, augmenter la résistance et la résilience du peuplement forestier aux événements extrêmes (tempêtes, ravageurs (Jactel & Brockerhoff 2007; Hantsch *et al.* 2014)). Il serait finalement intéressant de tester l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production sur un plus long terme. Pour cela deux méthodes semblent envisageables : la finalisation d'une étude de terrain comme celle que nous avons réalisé dans le cadre de cette thèse permettrait de tester la stabilité de la production à moyen terme (20-30 ans) ; une approche de simulation sur du long terme pourrait également permettre de tester l'effet sur la production et la stabilité du peuplement à des échelles de temps allant jusqu'à plusieurs siècles (Morin *et al.* 2011).

La stabilité de la production peut être définie comme la moyenne de la production divisée par son écart type pour chaque période de production (Forrester & Bauhus 2016). Cette stabilité repose sur la combinaison de trois mécanismes : l'*overyielding*, l'asynchronie des espèces et les interactions bénéfiques entre les espèces (Jucker *et al.* 2014). L'*overyielding* (voir introduction), correspond à l'augmentation de production d'un peuplement mélangé par rapport à une somme de peuplements purs comparables. L'*overyielding* a un effet stabilisant sur la production du peuplement en augmentant la production moyenne. De son côté, l'asynchronie des espèces permet des réponses différentes aux variations climatiques inter- et intra-annuelles ce qui permet aux mélanges de rester productifs sur une gamme plus importante de conditions climatiques et ainsi de réduire les variations de production d'un peuplement mélangé. Ce mécanisme a été démontré par une étude réalisée en Allemagne portant sur la croissance de plus de 550 arbres de différentes espèces réparties en peuplements purs et mélangés : la croissance des mélanges est plus importante lors des années aux conditions moins favorables pour l'une des espèces composant le mélange (del Río, Schütze & Pretzsch 2014b). De plus, les interactions entre les espèces permettent de réduire la variabilité temporelle de la productivité de chaque espèce (Jucker *et al.* 2014). Finalement, la variation de l'*overyielding* entre les années défavorables climatiquement et de l'*underyielding* dans les années favorables fait que les différences de production d'une

année sur l'autre sont moins importantes en peuplements mélangés qu'en peuplements purs (Forrester & Bauhus 2016).

Dans tous les cas, et pour tous les avantages que nous avons cité au préalable, la forêt irrégulière mélangée semble apporter une réelle plus-value d'un point de vue de la biodiversité tout en permettant de maintenir un haut niveau de productivité (Bongiorno et al. 2001). C'est ce compromis entre les revenus nécessaires au gestionnaire et la biodiversité nécessaire à une évolution future de la forêt dans les meilleures conditions qu'il faudra maximiser.

Ce travail de thèse aura permis de contribuer au débat existant sur l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la production en forêt. Il aura surtout permis de mettre en évidence qu'il s'agit d'une question plus complexe qu'il n'y paraît. L'hypothèse intuitive d'une complémentarité entre espèces ou entre individus d'une même espèce dans des peuplements stratifiés nécessite d'être modulée selon les espèces en présence et la distribution des espèces au sein de la canopée. De manière plus générale et sans que nous ayons pu le tester directement dans ce travail, l'effet de l'hétérogénéité des tailles est susceptible d'être influencée par les conditions abiotiques. Notre travail a montré l'intérêt de mieux évaluer dans le futur l'efficacité d'utilisation de la lumière des individus selon leur taille et le niveau de compétition subi afin de mieux comprendre les mécanismes de complémentarité possibles entre classes de tailles. La notion de « canopy packing » apparaît également comme un concept clé pour expliquer ces processus. Il pose cependant des défis importants d'évaluation sur le terrain. Enfin, la prise en compte de la dynamique forestière de long terme apparaît centrale pour une des résultats obtenus à la gestion.

Pour conclure, nous avons vu que l'hétérogénéité des tailles en forêt est fondamentale et a des répercussions sur de nombreux processus physiologiques. Il nous semble donc important d'en tenir compte dans toute étude centrée sur l'effet de la structure forestière sur le fonctionnement de l'écosystème.

V.4 References

- Anten, N.P.R. & Hirose, T. (1999) Interspecific differences in above-ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall-grass meadow. *Journal of Ecology*, **87**, 583–597.
- Assmann, E. (1970) The principles of forest yield study. Studies in the organic production, structure, increment and yield of forest stands. *The principles of forest yield study. Studies in the organic production, structure, increment and yield of forest stands.*, 506.
- Attiwill, P.M. (1994) The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, **63**, 247–300.
- Baeten, L., Verheyen, K., Wirth, C., Bruelheide, H., Bussotti, F., Finér, L., Jaroszewicz, B., Selvi, F., Valladares, F., Allan, E., Ampoorter, E., Auge, H., Avăcăriei, D., Barbaro, L., Bărnoaiea, I., Bastias, C.C., Bauhus, J., Beinhoff, C., Benavides, R., Benneter, A., Berger, S., Berthold, F., Boberg, J., Bonal, D., Brüggemann, W., Carnol, M., Castagneyrol, B., Charbonnier, Y., Chečko, E., Coomes, D., Coppi, A., Dalmaris, E., Dănilă, G., Dawud, S.M., de Vries, W., De Wandeler, H., Deconchat, M., Domisch, T., Duduman, G., Fischer, M., Fotelli, M., Gessler, A., Gimeno, T.E., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Hantsch, L., Hättenschwiler, S., Hector, A., Hermy, M., Holland, V., Jactel, H., Joly, F.-X., Jucker, T., Kolb, S., Koricheva, J., Lexer, M.J., Liebergesell, M., Milligan, H., Müller, S., Muys, B., Nguyen, D., Nichiforel, L., Pollastrini, M., Proulx, R., Rabasa, S., Radoglou, K., Ratcliffe, S., Raulund-Rasmussen, K., Seiferling, I., Stenlid, J., Vesterdal, L., von Wilpert, K., Zavala, M. a., Zielinski, D. & Scherer-Lorenzen, M. (2013) A novel comparative research platform designed to determine the functional significance of tree species diversity in European forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **15**, 281–291.
- Bagnaresi, U., Giannini, R., Grassi, G., Minotta, G., Paffetti, D., Prato, E.P. & Placidi, a. M.P. (2002) Stand structure and biodiversity in mixed, uneven-aged coniferous forests in the eastern Alps. *Forestry*, **75**, 357–364.
- BAI, Y., WU, J., PAN, Q., HUANG, J., WANG, Q., LI, F., BUYANTUYEV, A. & HAN, X. (2007) Positive linear relationship between productivity and diversity: evidence from the Eurasian Steppe. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 1023–1034.
- Battaglia, M. & Sands, P.J. (1998) Process-based forest productivity models and their application in forest management. *Forest Ecology and Management*, **102**, 13–32.
- Belote, R.T., Prisley, S., Jones, R.H., Fitzpatrick, M. & de Beurs, K. (2011) Forest productivity and tree diversity relationships depend on ecological context within mid-Atlantic and Appalachian forests (USA). *Forest Ecology and Management*, **261**, 1315–1324.
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C. & Gégout, J.-C. (2011) Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, **479**, 517–520.
- Bielak, K., Dudzińska, M. & Pretzsch, H. (2014) Mixed stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst] can be more productive than monocultures. Evidence from over 100 years of observation of long-term experiments. *Forest Systems*, **23**, 573.
- Biging, G.S. & Dobbertin, M. (1992) A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. *Forest science*.
- Binkley, D., Campoe, O.C., Gspaltl, M., Forrester, D.I., Camargo, O., Gspaltl, M., Forrester, D.I., Campoe, O.C., Gspaltl, M. & Forrester, D.I. (2013) Light absorption and use efficiency in forests: Why patterns differ for trees and stands. *Forest Ecology and*

- Management*, **288**, 5–13.
- Binkley, D., Stape, J.L., Bauerle, W.L. & Ryan, M.G. (2010) Explaining growth of individual trees: Light interception and efficiency of light use by Eucalyptus at four sites in Brazil. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1704–1713.
- Binkley, D., Stape, J.L. & Ryan, M.G. (2004) Thinking about efficiency of resource use in forests. *Forest Ecology and Management*, **193**, 5–16.
- De Boeck, H.J., Nijs, I., Lemmens, C.M.H.M. & Ceulemans, R. (2006) Underlying effects of spatial aggregation (clumping) in relationships between plant diversity and resource uptake. *Oikos*, **113**, 269–278.
- Bourdier, T., Cordonnier, T., Kunstler, G., Piedallu, C., Lagarrigues, G. & Courbaud, B. (2016) Tree Size Inequality Reduces Forest Productivity: An Analysis Combining Inventory Data for Ten European Species and a Light Competition Model (ed D Gomory). *PLOS ONE*, **11**, e0151852.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. (2008) Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, **96**, 18–34.
- Brunner, A. & Nigh, G. (2000) Light absorption and bole volume growth of individual Douglas-fir trees. *Tree physiology*, **20**, 323–332.
- Bugmann, H. & Cramer, W. (1998) Improving the behaviour of forest gap models along drought gradients. *Forest Ecology and Management*, **103**, 247–263.
- Buongiorno, J., Dahir, S., Lu, H.-C. & Lin, C.-R. (1994) Tree Size Diversity and Economic Returns in Uneven-Aged Forest Stands. *Forest science*, **40**, 83–103.
- Burnham, K.P. (2004) Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research*, **33**, 261–304.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotnick, N. (2011) Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1079–1087.
- Callaway, R.M. (1995) Positive interactions among plants. *Botanical Review*, **61**, 306–349.
- Campoe, O.C., Stape, J.L., Albaugh, T.J., Lee Allen, H., Fox, T.R., Rubilar, R. & Binkley, D. (2013a) Fertilization and irrigation effects on tree level aboveground net primary production, light interception and light use efficiency in a loblolly pine plantation. *Forest Ecology and Management*, **288**, 43–48.
- Campoe, O.C., Stape, J.L., Nouvellon, Y., Laclau, J.-P., Bauerle, W.L., Binkley, D. & Le Maire, G. (2013b) Stem production, light absorption and light use efficiency between dominant and non-dominant trees of Eucalyptus grandis across a productivity gradient in Brazil. *Forest Ecology and Management*, **288**, 14–20.
- Canham, C.D. (1989) Different Responses to Gaps Among Shade-Tolerant Tree Species. *Ecology*, **70**, 548–550.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D. a, Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S. & Naeem, S. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, **486**, 59–67.
- Cardinale, B.J., Matulich, K.L., Hooper, D.U., Byrnes, J.E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O'Connor, M.I. & Gonzalez, A. (2011) The functional role of producer diversity in ecosystems. *American journal of botany*, **98**, 572–92.

- Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Duffy, J.E., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M. & Jouseau, C. (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, **443**, 989–92.
- Caspersen, J.P. & Pacala, S.W. (2001) Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research*, **16**, 895–903.
- Caspersen, J.P., Vanderwel, M.C., Cole, W.G. & Purves, D.W. (2011) How stand productivity results from size- and competition-dependent growth and mortality. *PloS one*, **6**, e28660.
- Chapin, F.S., Matson, P. a & Mooney, H. a. (2002) *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*.
- Chen, H. & Klinka, K. (2003) Are mixed-species stands more productive than single-species stands: an empirical test of three forest types in British Columbia and Alberta. *Canadian journal of forest R*, **33**, 1227–1237.
- Chisholm, R.A., Muller-Landau, H.C., Abdul Rahman, K., Bebbler, D.P., Bin, Y., Bohlman, S.A., Bourg, N.A., Brinks, J., Bunyavejchewin, S., Butt, N., Cao, H., Cao, M., Cárdenas, D., Chang, L.W., Chiang, J.M., Chuyong, G., Condit, R., Dattaraja, H.S., Davies, S., Duque, A., Fletcher, C., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Hao, Z., Harrison, R.D., Howe, R., Hsieh, C.F., Hubbell, S.P., Itoh, A., Kenfack, D., Kiratiprayoon, S., Larson, A.J., Lian, J., Lin, D., Liu, H., Lutz, J.A., Ma, K., Malhi, Y., McMahan, S., Mcshea, W., Meegaskumbura, M., Mohd. Razman, S., Morecroft, M.D., Nytch, C.J., Oliveira, A., Parker, G.G., Pulla, S., Punchi-Manage, R., Romero-Saltos, H., Sang, W., Schurman, J., Su, S.H., Sukumar, R., Sun, I.F., Suresh, H.S., Tan, S., Thomas, D., Thomas, S., Thompson, J., Valencia, R., Wolf, A., Yap, S., Ye, W., Yuan, Z. & Zimmerman, J.K. (2013) Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests (ed D Coomes). *Journal of Ecology*, **101**, 1214–1224.
- Condés, S., Del Rio, M. & Sterba, H. (2013) Mixing effect on volume growth of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* is modulated by stand density. *Forest Ecology and Management*, **292**, 86–95.
- Cordonnier, T. & Kunstler, G. (2015) The Gini index brings asymmetric competition to light. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **17**, 1–9.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P. & van den Belt, M. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387**, 253–260.
- Courbaud, B., de Coligny, F. & Cordonnier, T. (2003) Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agricultural and Forest Meteorology*, **116**, 1–18.
- Courbaud, B., Lafond, V., Lagarrigues, G., Vieilledent, G., Cordonnier, T., Jabot, F. & de Coligny, F. (2015) Applying ecological model evaluation: Lessons learned with the forest dynamics model Samsara2. *Ecological Modelling*, **314**, 1–14.
- Dagum, C. (1997) A new approach to the decomposition of the Gini income inequality ratio. *Empirical Economics*, **22**, 515–531.
- Damgaard, C. & Weiner, J. (2000) DESCRIBING INEQUALITY IN PLANT SIZE OR FECUNDITY. *Ecology*, **81**, 1139–1142.
- Dănescu, A., Albrecht, A.T. & Bauhus, J. (2016) Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. *Oecologia*, **4**, 319–341.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646–655.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, T.M. (2007) Incorporating

- plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 20684–20689.
- Duduman, G. (2011) A forest management planning tool to create highly diverse uneven-aged stands. *Forestry*, **84**, 301–314.
- Duncker, P.S., Raulund-Rasmussen, K., Gundersen, P., Katzensteiner, K., De Jong, J., Ravn, H.P., Smith, M., Eckmüllner, O. & Spiecker, H. (2012) How Forest Management affects Ecosystem Services, including Timber Production and Economic Return: Synergies and Trade-Offs. *Ecology and Society*, **17**, art50.
- Fahey, R.T., Fotis, A.T. & Woods, K.D. (2015) Quantifying canopy complexity and effects on productivity and resilience in late-successional hemlock–hardwood forests. *Ecological Applications*, **25**, 834–847.
- Fichtner, A., Forrester, D.I., Härdtle, W., Sturm, K. & von Oheimb, G. (2015) Facilitative-Competitive Interactions in an Old-Growth Forest: The Importance of Large-Diameter Trees as Benefactors and Stimulators for Forest Community Assembly (ed KO Reinhart). *PLOS ONE*, **10**, e0120335.
- Forrester, D.I. (2013) The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *Forest Ecology and Management*, **312**, 282–292.
- Forrester, D.I. & Albrecht, A.T. (2014) Light absorption and light-use efficiency in mixtures of *Abies alba* and *Picea abies* along a productivity gradient. *Forest Ecology and Management*, **328**, 94–102.
- Forrester, D.I. & Bauhus, J. (2016) A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. *Current Forestry Reports*, 45–61.
- Forrester, D.I., Collopy, J.J., Beadle, C.L. & Baker, T.G. (2013) Effect of thinning, pruning and nitrogen fertiliser application on light interception and light-use efficiency in a young *Eucalyptus nitens* plantation. *Forest Ecology and Management*, **288**, 21–30.
- Forrester, D.I. & Tang, X. (2015) Analysing the spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests and the effects of stand density using the 3-PG model. *Ecological Modelling*, **319**, 233–254.
- Gadow, K., Zhang, C.Y., Wehenkel, C., Pommerening, A., Corral-rivas, J., Korol, M., Myklush, S., Hui, G.Y., Kiviste, A. & Zhao, X.H. (2012) *Continuous Cover Forestry* (eds T Pukkala and K von Gadow). Springer Netherlands, Dordrecht.
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, C.D., Mikusiński, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F., Moen, J. & Bengtsson, J. (2013) Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, **4**, 1340.
- Gao, T., Hedblom, M., Emilsson, T. & Nielsen, A.B. (2014) The role of forest stand structure as biodiversity indicator. *Forest Ecology and Management*, **330**, 82–93.
- Geber, M.A. (1989) Interplay of Morphology and Development on Size Inequality: A *Polygonum* Greenhouse Study. *Ecological Monographs*, **59**, 267–288.
- Gove, J.H., Patil, G.P. & Taillie, C. (1995) A mathematical programming model for maintaining structural diversity in uneven-aged forest stands with implications to other formulations. *Ecological Modelling*, **79**, 11–19.
- Grace, J.B., Anderson, T.M., Seabloom, E.W., Borer, E.T., Adler, P.B., Harpole, W.S., Hautier, Y., Hillebrand, H., Lind, E.M., Pärtel, M., Bakker, J.D., Buckley, Y.M., Crawley, M.J., Damschen, E.I., Davies, K.F., Fay, P.A., Firn, J., Gruner, D.S., Hector, A., Knops, J.M.H.,

- MacDougall, A.S., Melbourne, B.A., Morgan, J.W., Orrock, J.L., Prober, S.M. & Smith, M.D. (2016) Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature*, 1–10.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. & Messier, C. (2010) Shade tolerance, canopy gaps and mechanisms of coexistence of forest trees. *Oikos*, **119**, 475–484.
- Gspaltl, M., Bauerle, W., Binkley, D. & Sterba, H. (2013) Leaf area and light use efficiency patterns of Norway spruce under different thinning regimes and age classes. *Forest ecology and management*, **288**, 49–59.
- Gu, L., Baldocchi, D.D., Wofsy, S.C., Munger, J.W., Michalsky, J.J., Urbanski, S.P. & Boden, T.A. (2003) Response of a deciduous forest to the Mount Pinatubo eruption: enhanced photosynthesis. *Science (New York, N.Y.)*, **299**, 2035–2038.
- Guo, Z.-W., Li, H.-C. & Gan, Y.-L. (2006) Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) biodiversity and grassland ecosystems. *Insect Science*, **13**, 221–227.
- Hantsch, L., Bien, S., Radatz, S., Braun, U., Auge, H. & Bruelheide, H. (2014) Tree diversity and the role of non-host neighbour tree species in reducing fungal pathogen infestation (ed P Thrall). *Journal of Ecology*, **102**, 1673–1687.
- Hardiman, B., Bohrer, G., Gough, C. & Curtis, P. (2013) Canopy Structural Changes Following Widespread Mortality of Canopy Dominant Trees. *Forests*, **4**, 537–552.
- Hardiman, B.S., Bohrer, G., Gough, C.M., Vogel, C.S. & Curtis, P.S. (2011) The role of canopy structural complexity in wood net primary production of a maturing northern deciduous forest. *Ecology*, **92**, 1818–27.
- Hector, A. (1999) Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science*, **286**, 1123–1127.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P.W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C.P.H., O'Donovan, G., Otway, S.J., Pereira, J.S., Prinz, A., Read, D.J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E.-D., Siamantziouras, A.-S.D., Spehn, E.M., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Woodward, F.I., Yachi, S. & Lawton, J.H. (1999) Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, **286**, 1123–1127.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A. (2005) EFFECTS OF BIODIVERSITY ON ECOSYSTEM FUNCTIONING: A CONSENSUS OF CURRENT KNOWLEDGE. *Ecological Monographs*, **75**, 3–35.
- Huston, M.A. (1997) Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, **110**, 449–460.
- Huston, M.A. (2000) No Consistent Effect of Plant Diversity on Productivity. *Science*, **289**, 1255a–1255.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B.J., Zavaleta, E.S. & Loreau, M. (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, **477**, 199–202.
- Ishii, H., Azuma, W. & Nabeshima, E. (2013) The need for a canopy perspective to understand the importance of phenotypic plasticity for promoting species coexistence and light-use complementarity in forest ecosystems. *Ecological Research*, **28**, 191–198.
- Jacob, M., Leuschner, C. & Thomas, F.M. (2010) Productivity of temperate broad-leaved forest stands differing in tree species diversity. *Annals of Forest Science*, **67**, 503–503.

- Jactel, H. & Brockerhoff, E.G. (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology letters*, **10**, 835–48.
- Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D. & Coomes, D.A. (2014) Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes (ed J Knops). *Ecology Letters*, **17**, 1560–1569.
- Jucker, T., Bouriaud, O. & Coomes, D.A. (2015) Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests (ed J Baltzer). *Functional Ecology*, **29**, 1078–1086.
- Kelty, M.J., Larson, B.C. & Oliver, C.D. (1992) *The Ecology and Silviculture of Mixed-Species Forests*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- King, D.A. (1991) Correlations Between Biomass Allocation, Relative Growth Rate and Light Environment in Tropical Forest Saplings. *Functional Ecology*, **5**, 485.
- Király, I. & Ódor, P. (2010) The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous–coniferous forests of Western Hungary. *Biological Conservation*, **143**, 2063–2069.
- Kirwan, L., Lüscher, A., Sebastià, M.T., Finn, J.A., Collins, R.P., Porqueddu, C., Helgadottir, A., Baadshaug, O.H., Brophy, C., Coran, C., Dalmanndottir, S., Delgado, I., Elgersma, A., Fothergill, M., Frankow-Lindberg, B.E., Golinski, P., Grieu, P., Gustavsson, A.M., Höglind, M., Huguenin-Elie, O., Iliadis, C., Jorgensen, M., Kadziulienė, Z., Karyotis, T., Lunnan, T., Malengier, M., Maltoni, S., Meyer, V., Nyfeler, D., Nykanen-Kurki, P., Parente, J., Smit, H.J., Thumm, U. & Connolly, J. (2007) Evenness drives consistent diversity effects in intensive grassland systems across 28 European sites. *Journal of Ecology*, **95**, 530–539.
- Klopcic, M. & Boncina, a. (2011) Stand dynamics of silver fir (*Abies alba* Mill.)–European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests during the past century: a decline of silver fir? *Forestry*, **84**, 259–271.
- Knox, R., Peet, R. & Christensen, N. (1989) Population dynamics in loblolly pine stands: changes in skewness and size inequality. *Ecology*.
- Kohyama, T. & Takada, T. (2009) The stratification theory for plant coexistence promoted by one-sided competition. *Journal of Ecology*, **97**, 463–471.
- Kunstler, G., Albert, C.H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E. & Coomes, D. a. (2011) Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *Journal of Ecology*, **99**, 300–312.
- Lafond, V., Cordonnier, T. & Courbaud, B. (2015) Reconciling Biodiversity Conservation and Timber Production in Mixed Uneven-Aged Mountain Forests: Identification of Ecological Intensification Pathways. *Environmental Management*, 1118–1133.
- Lafond, V., Lagarrigues, G., Cordonnier, T. & Courbaud, B. (2013) Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Annals of Forest Science*, **71**, 173–186.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**, 299–305.
- Lan, G., Getzin, S., Wiegand, T., Hu, Y., Xie, G., Zhu, H. & Cao, M. (2012) Spatial Distribution and Interspecific Associations of Tree Species in a Tropical Seasonal Rain Forest of China (ed EP White). *PLoS ONE*, **7**, e46074.
- Lang, A.C., Härdtle, W., Bruelheide, H., Kröber, W., Schröter, M., von Wehrden, H. & von Oheimb, G. (2011) Horizontal, but not vertical canopy structure is related to stand functional diversity in a subtropical slope forest. *Ecological Research*, **27**, 181–189.

- Lanta, V. & Lepš, J. (2005) Effect of functional group richness and species richness in manipulated productivity–diversity studies: a glasshouse pot experiment.
- Laurans, M., Hérault, B., Vieilledent, G. & Vincent, G. (2014) Vertical stratification reduces competition for light in dense tropical forests. *Forest Ecology and Management*, **329**, 79–88.
- Lei, X., Wang, W. & Peng, C. (2009) Relationships between stand growth and structural diversity in spruce-dominated forests in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, **39**, 1835–1847.
- Lexerød, N.L. & Eid, T. (2006) An evaluation of different diameter diversity indices based on criteria related to forest management planning. *Forest Ecology and Management*, **222**, 17–28.
- Liang, J., Buongiorno, J. & Monserud, R. a. (2005) Growth and yield of all-aged Douglas-fir – western hemlock forest stands: a matrix model with stand diversity effects. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 2368–2381.
- Liang, J., Buongiorno, J., Monserud, R. a., Kruger, E.L. & Zhou, M. (2007) Effects of diversity of tree species and size on forest basal area growth, recruitment, and mortality. *Forest Ecology and Management*, **243**, 116–127.
- Ligot, G., Ameztegui, A., Courbaud, B., Coll, L. & Kneeshaw, D. (2016) Tree light capture and spatial variability of understory light increase with species mixing and tree size heterogeneity. *Canadian Journal of Forest Research*, **46**, 968–977.
- Long, J.N. & Shaw, J.D. (2010) The influence of compositional and structural diversity on forest productivity. *Forestry*, **83**, 121–128.
- Loreau, M. (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, **91**, 3–17.
- Loreau, M. & Hector, A. (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, **412**, 72–76.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, a, Hooper, D.U., Huston, M. a, Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D. a. (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science (New York, N.Y.)*, **294**, 804–8.
- Lu, H., Mohren, G.M.J., den Ouden, J., Goudiaby, V. & Sterck, F.J. (2016) Overyielding of temperate mixed forests occurs in evergreen–deciduous but not in deciduous–deciduous species mixtures over time in the Netherlands. *Forest Ecology and Management*, **376**, 321–332.
- De Lucia, E.H., Drake, J.E., Thomas, R.B. & Gonzalez-Meler, M. (2007) Forest carbon use efficiency: Is respiration a constant fraction of gross primary production? *Global Change Biology*, **13**, 1157–1167.
- Lusk, C.H., Reich, P.B., Montgomery, R. a, Ackerly, D.D. & Cavender-Bares, J. (2008) Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in ecology & evolution*, **23**, 299–303.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F. & Lortie, C.J. (2009) Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, **97**, 199–205.
- le Maire, G., Nouvellon, Y., Christina, M., Ponzoni, F.J., Gonçalves, J.L.M., Bouillet, J.-P. & Laclau, J.-P. (2013) Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single- and mixed-species *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* plantations. *Forest Ecology and Management*, **288**, 31–42.
- Man, R. & Lieffers, V.J. (1999) Are mixtures of aspen and white spruce more productive than

- single species stands? , **75**, 505–513.
- Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S. & Dray, S. (2012) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients (ed M Zobel). *Journal of Vegetation Science*, n/a–n/a.
- McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C. & Bauhus, J. (2005) Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Forest Ecology and Management*, **218**, 1–24.
- Medlyn, B. (2004) A MAESTRO retrospective. *Forests at the land-atmosphere interface.*, pp. 105–123.
- Messier, C., Parent, S. & Bergeron, Y. (1998a) Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 511–520.
- Messier, C., Parent, S., Bergeron, Y., De, G. & Centre-ville, C.P.S. (1998b) Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 511–520.
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B., Willig, M.R., Dodson, S.I. & Gough, L. (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, **82**, 2381–2396.
- Monserud, R. a. & Sterba, H. (1996) A basal area increment model for individual trees growing in even- and uneven-aged forest stands in Austria. *Forest Ecology and Management*, **80**, 57–80.
- Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M. & Bugmann, H. (2011) Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology letters*, **14**, 1211–9.
- Niinemets, Ü. (2010) A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research*, **25**, 693–714.
- Niinemets, Ü. & Valladares, F. (2006) Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, **76**, 521–547.
- O’Hara, K.L., Hasenauer, H. & Kindermann, G. (2007) Sustainability in multi-aged stands: An analysis of long-term plenter systems. *Forestry*, **80**, 163–181.
- Oliver, C.D. & Larson, B.C. (1996) *Forest Stand Dynamics* (ed NY Wiley).
- Onoda, Y., Saluñga, J.B., Akutsu, K., Aiba, S., Yahara, T. & Anten, N.P.R. (2014) Trade-off between light interception efficiency and light use efficiency: implications for species coexistence in one-sided light competition (ed C Canham). *Journal of Ecology*, **102**, 167–175.
- Pacala, S.W. & Deutschman, D.H. (1995) Details That Matter: The Spatial Distribution of Individual Trees Maintains Forest Ecosystem Function. *Oikos*, **74**, 357.
- Paquette, A. & Messier, C. (2011) The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 170–180.
- Piedallu, C. & Gégout, J.C. (2008) Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models. *Agricultural and Forest Meteorology*, **148**, 1696–1706.
- Piedallu, C., Gégout, J.-C.C., Perez, V. & Lebourgeois, F. (2013) Soil water balance performs better than climatic water variables in tree species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 470–482.

- Piedallu, C., Gu, J., Bruand, A. & Seynave, I. (2011) Mapping soil water holding capacity over large areas to predict the potential production of forest stands.
- Piggot, C.D. & Grime, J.P. (1980) Plant Strategies and Vegetation Processes. *The Journal of Ecology*, **68**, 704.
- Piotto, D. (2008) A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management*, **255**, 781–786.
- Pokharel, B. & Dech, J.P. (2012) Mixed-effects basal area increment models for tree species in the boreal forest of Ontario, Canada using an ecological land classification approach to incorporate site effects. *Forestry*, **85**, 255–270.
- Pommerening, a. (2002) Approaches to quantifying forest structures. *Forestry*, **75**, 305–324.
- Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P. & Mommer, L. (2012) Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, **193**, 30–50.
- Potvin, C., Mancilla, Lady, Buchmann, N., Monteza, J., Moore, T., Murphy, M., Oelmann, Y., Scherer-Lorenzen, M., Turner, B.L., Wilcke, W., Zeugin, F. & Wolf, S. (2011) An ecosystem approach to biodiversity effects: Carbon pools in a tropical tree plantation. *Forest Ecology and Management*, **261**, 1614–1624.
- Pretzsch, H. (2003) The elasticity of growth in pure and mixed stands of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Journal of forest science*, **49**, 491–501.
- Pretzsch, H. (2005a) Diversity and productivity in forests: evidence from long-term experimental plots. *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal systems*, **176**, 41–64.
- Pretzsch, H. (2005b) 3 Diversity and Productivity in Forests: Evidence from Long-Term Experimental Plots 3. 1 Introduction: The Mixed Stands Issue –. *Ecological Studies Vol. 176*
- Pretzsch, H. (2010) *Forest Dynamics, Growth and Yield*. Springer Berlin.
- Pretzsch, H. (2014) Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*, **327**, 251–264.
- Pretzsch, H. & Biber, P. (2010) Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in central Europe. *Canadian Journal of Forest Research*, **40**, 370–384.
- Pretzsch, H., Block, J., Dieler, J., Dong, P.H., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H. & Zingg, A. (2010) Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science*, **67**, 712–712.
- Pretzsch, H., del Río, M., Ammer, C., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Dirnberger, G., Drössler, L., Fabrika, M., Forrester, D.I., Godvod, K., Heym, M., Hurt, V., Kurylyak, V., Löf, M., Lombardi, F., Matović, B., Mohren, F., Motta, R., den Ouden, J., Pach, M., Ponette, Q., Schütze, G., Schweig, J., Skrzyszewski, J., Sramek, V., Sterba, H., Stojanović, D., Svoboda, M., Vanhellefont, M., Verheyen, K., Wellhausen, K., Zlatanov, T. & Bravo-Oviedo, A. (2015) Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research*, **134**, 927–947.
- Pretzsch, H., del Río, M., Schütze, G., Ammer, C., Annighöfer, P., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Drössler, L., Fabrika, M., Forrester, D.I., Kurylyak, V., Löf,

- M., Lombardi, F., Matović, B., Mohren, F., Motta, R., den Ouden, J., Pach, M., Ponette, Q., Skrzyszewski, J., Sramek, V., Sterba, H., Svoboda, M., Verheyen, K., Zlatanov, T. & Bravo-Oviedo, A. (2016) Mixing of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) enhances structural heterogeneity, and the effect increases with water availability. *Forest Ecology and Management*, **373**, 149–166.
- Pretzsch, H. & Schütze, G. (2014) Size-structure dynamics of mixed versus pure forest stands. *Forest Systems*, **23**, 560.
- Pretzsch, H. & Schütze, G. (2016) Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands. *European Journal of Forest Research*, **135**, 1–22.
- Rackham, O. (2008) Ancient woodlands: modern threats. *New Phytologist*, **180**, 571–586.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M. & Walters, M.B. (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, S143–S164 ST – The evolution of plant functional .
- Reiss, J., Bridle, J.R., Montoya, J.M. & Woodward, G. (2009) Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 505–514.
- Ren, H., Yang, L. & Liu, N. (2008) Nurse plant theory and its application in ecological restoration in lower subtropics of China. *Progress in Natural Science*, **18**, 137–142.
- del Río, M., Condés, S. & Pretzsch, H. (2014a) Analyzing size-symmetric vs. size-asymmetric and intra- vs. inter-specific competition in beech (*Fagus sylvatica* L.) mixed stands. *Forest Ecology and Management*, **325**, 90–98.
- del Río, M., Pretzsch, H., Alberdi, I., Bielak, K., Bravo, F., Brunner, A., Condés, S., Ducey, M.J., Fonseca, T., von Lüpke, N., Pach, M., Peric, S., Perot, T., Souidi, Z., Spathelf, P., Sterba, H., Tijardovic, M., Tomé, M., Vallet, P. & Bravo-Oviedo, A. (2015) Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: review and perspectives. *European Journal of Forest Research*, 23–49.
- del Río, M., Schütze, G. & Pretzsch, H. (2014b) Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology*, **16**, 166–176.
- Roscher, C., Schumacher, J., Gubsch, M., Lipowsky, A., Weigelt, A., Buchmann, N., Schmid, B. & Schulze, E.-D. (2012) Using plant functional traits to explain diversity-productivity relationships. *PloS one*, **7**, e36760.
- Ryan, M.G., Stape, J.L., Binkley, D., Fonseca, S., Loos, R. a., Takahashi, E.N., Silva, C.R., Silva, S.R., Hakamada, R.E., Ferreira, J.M., Lima, A.M.N., Gava, J.L., Leite, F.P., Andrade, H.B., Alves, J.M. & Silva, G.G.C. (2010) Factors controlling Eucalyptus productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1695–1703.
- Sapjanskas, J., Paquette, A., Potvin, C., Kunert, N. & Loreau, M. (2014) Tropical tree diversity enhances light capture through crown plasticity and spatial and temporal niche differences. *Ecology*, **95**, 2479–2492.
- Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D.D., Körner, C., Schulze, E.-D.D., Scherer-Lorenzen & Körner, C. (2005) Forest diversity and function. *Ecological Studies Vol. 176*, p. 399.
- Schütz, J.P. (2002) Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry*, **75**, 329–337.
- Schwenk, W.S., Donovan, T.M., Keeton, W.S. & Nunery, J.S. (2012) Carbon storage, timber production, and biodiversity: comparing ecosystem services with multi-criteria decision analysis. *Ecological Applications*, **22**, 1612–1627.

- Schwinning, S. (1996) Decomposition Analysis of Competitive Symmetry and Size Structure Dynamics. *Annals of Botany*, **77**, 47–57.
- Schwinning, S. & Weiner, J. (1998) Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, **113**, 447–455.
- Seiwa, K. (2007) Trade-offs Between Seedling Growth and Survival in Deciduous Broadleaved Trees in a Temperate Forest. *Annals of Botany*, **99**, 537–544.
- Smith, D.M., Larson, B.C., Kelty, M.J. & Ashton, P.M.. (1997) *The Practice of Silviculture. Applied Forest Ecology*. John Wiley & sons, inc.
- Soares, A.A.V., Leite, H.G., Souza, A.L. de, Silva, S. /ricardo, Lourenço, H.M. & Forrester, D.I. (2016) Increasing stand structural heterogeneity reduces productivity in Brazilian Eucalyptus monoclonal stands. *Forest Ecology and Management*, **373**, 26–32.
- Stachowicz, J.J. (2001) Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities. *BioScience*, **51**, 235.
- Stape, J.L., Binkley, D., Ryan, M.G., Fonseca, S., Loos, R.A., Takahashi, E.N., Silva, C.R., Silva, S.R., Hakamada, R.E., Ferreira, J.M. de A., Lima, A.M.N., Gava, J.L., Leite, F.P., Andrade, H.B., Alves, J.M., Silva, G.G.C. & Azevedo, M.R. (2010) The Brazil Eucalyptus Potential Productivity Project: Influence of water, nutrients and stand uniformity on wood production. *Forest Ecology and Management*, **259**, 1684–1694.
- Staudhammer, C.L. & LeMay, V.M. (2001) Introduction and evaluation of possible indices of stand structural diversity. *Canadian Journal of Forest Research*, **31**, 1105–1115.
- Thomas, S.C. & Weiner, J. (1989) Including competitive asymmetry in measures of local interference in plant populations. *Oecologia*, **80**, 349–355.
- Tilman, D., Reich, P.B. & Isbell, F. (2012) Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 10394–10397.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. & Lehman, C. (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science (New York, N.Y.)*, **294**, 843–5.
- Toïgo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J.D., Piedallu, C. & Courbaud, B. (2015) Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology*, **103**, 502–512.
- Trouvé, R. (2011) *Possibilités D'actions Sur La Structure de Peuplements Adultes*.
- Turc, L. (1961) Estimation of irrigation water requirements, potential evapotranspiration: A simple climatic formula evolved up to date. *Journal of Annual agronomy*, **12**, 13–14.
- Valbuena, R. (2015) Forest structure indicators based on tree size inequality and their relationships to airborne laser scanning. *Dissertationes Forestales*, 1.
- Valbuena, R., Packalén, P., Martín-Fernández, S. & Maltamo, M. (2012) Diversity and equitability ordering profiles applied to study forest structure. *Forest Ecology and Management*, **276**, 185–195.
- Valbuena, R., Packalen, P., Mehtätalo, L., García-Abril, A. & Maltamo, M. (2013) Characterizing forest structural types and shelterwood dynamics from Lorenz-based indicators predicted by airborne laser scanning. *Canadian Journal of Forest Research*, **43**, 1063–1074.
- Valladares, F. & Niinemets, Ü. (2008) Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 237–257.
- Vallet, P., Dhôte, J.-F., Moguédec, G. Le, Ravart, M. & Pignard, G. (2006) Development of total aboveground volume equations for seven important forest tree species in France.

- Forest Ecology and Management*, **229**, 98–110.
- Vallet, P. & Pérot, T. (2011) Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *Journal of Vegetation Science*, **22**, 932–942.
- Varga, P., Chen, H.Y. & Klinka, K. (2005) Tree-size diversity between single- and mixed-species stands in three forest types in western Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 593–601.
- Verheyen, K., Vanhellemont, M., Auge, H., Baeten, L., Baraloto, C., Barsoum, N., Bilodeau-Gauthier, S., Bruelheide, H., Castagneyrol, B., Godbold, D., Haase, J., Hector, A., Jactel, H.H., Koricheva, J., Loreau, M., Mereu, S., Messier, C., Muys, B., Nolet, P., Paquette, A., Parker, J., Perring, M., Ponette, Q., Potvin, C., Reich, P., Smith, A., Weih, M. & Scherer-Lorenzen, M. (2016) Contributions of a global network of tree diversity experiments to sustainable forest plantations. *Ambio*, **45**, 29–41.
- Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., Haase, J., Kunstler, G., Schelhaas, M. & Trasobares, A. (2013) Disentangling Biodiversity and Climatic Determinants of Wood Production (ed LA Newsom). *PLoS ONE*, **8**, e53530.
- Vilà, M., Inchausti, P., Vayreda, J., Barrantes, O., Gracia, C., Ibáñez, J.J. & Mata, T. (2005) Confounding factors in the observed productivity-diversity relationship in forests. , **176**, 65–86.
- Vilà, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibáñez, J.J., Mata, T. & Obón, B. (2007) Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology letters*, **10**, 241–50.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.
- Weiner, J. (1985) Size Hierarchies in Experimental Populations of Annual Plants. *Ecology*, **66**, 743–752.
- Weiner, J. (1990) Asymmetric competition in plant populations. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, **5**, 360–364.
- Whittaker, R.J. (2010) Meta-analyses and mega-mistakes: Calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship. *Ecology*, **91**, 2522–2533.
- Wyckoff, W.R. (1990) A Basal Area Increment Model for Individual Conifers in the Northern Rocky Mountains. *Forest Science*, **36**, 1077–1104.
- Xiao, X., White, E.P., Hooten, M.B. & Durham, S.L. (2011) On the use of log-transformation vs. nonlinear regression for analyzing biological power laws. *Ecology*, **92**, 1887–1894.
- Zeide, B. (1985) Tolerance and self-tolerance of trees. *Forest Ecology and Management*, **13**, 149–166.
- Zhang, Y. & Chen, H.Y.H. (2015) Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass. *Journal of Ecology*, n/a–n/a.
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H. & Reich, P.B. (2012) Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, **100**, 742–749.